Univ. of
Toronto
Library

BINDING LIST SEP 1 1921

Biol
Z.

I

ZEITSCHRIFT

FÜR

INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-

UND

VERERBUNGSLEHRE

SANTO LIBRARY

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), C. CORRENS (DAHLEM-BERLIN), V. HAECKER (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), R. v. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XXIII. Band
1920

167137
14/11/20.

LEIPZIG
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
1920

QH
431
A1M6
V.23

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Inhalt

I. Abhandlung

Seite

Goldschmidt, Richard, Untersuchungen über Intersexualität. (Mit 11 Tafeln und 84 Textfiguren) . . . . . 1—199

II. Kleinere Mitteilungen

Huene, Friedrich von, Neue Beobachtungen an Simosaurus und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der Sauropterygier . . . . . 206—209

Huene, Friedrich von, Systematische und genetische Betrachtungen über die Stegocephalen . . . . . 209—212

Wettstein, R., Die Verwertung der Mendelschen Spaltungsgesetze für die Deutung von Artbastarden . . . . . 200—206

III. Neue Literatur . . . . . (1)—(48)

IV. Verzeichnis der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur" angeführt sind

Abel, O. 33. 43.
Ackert, J. E. 16.
Adaro, L. de 16.
Airaghi, A. 43.
Allard, H. A. 8.
Alverdes, F. 24.
Amend, F. W. 24.
Anderson, O. 1.
Andersson, E. 40.
Andrews, C. W. 42.
Andrews, E. F. 1.
Angelis d'Ossat, G. de 40.
Anonymus 27.
Antevs, E. 45.
Antonius, O. 24. 43.
Appel, A. 27.
Arber, A. 23.
Arber, E. A. N. 45.
Arens 16.
Arldt, Th. 36. 41. 42.
Armbruster, L. 17. 24.
Arny, A. A. and Garber, R. J. 8.
Arobu, M. 30.
Atkinson, G. F. 9.

Baas Becking, L. G. M. 1.
Babcock, C. B. 1.
Bach, S. 9.
Bachstez, E. 21.
Backhouse, W. O. 9.
Baker, Fr. C. 26.
Barbour, E. H. 39.
Barker, E. E. 9.
Bartels, A. 30.

Bartucz, L. 44.
Bassler, R. S. 31.
Bate, M. A. 42.
Bateson, W. 1. 9.
Bateson, W. and Sutton, J. 9.
Bather, Fr. A. 25.
Baur, E. 1.
Baur, E. und Kronacher, C. 29.
Beauverd, M. 9.
Becker, J. 23.
Bellamy, A. W. 17.
Bellini, R. 31. 38.
Berry, E. W. 45. 46.
Bessey, E. A. 23.
Bilek, F. 29.
Bischoff, H. 17.
Bisset, P. 9.
Blaauw, A. H. 46.
Blakeslee, A. F. 9.
Blaringhem, L. 9.
Blink, H. 46.
Boden, K. 46.
Böhm, Joh. 31. 37.
Bolk, L. 24.
Bolton, Herb. 31. 39.
Bonnevie, K. 21.
Boresch, K. 9.
Born, A. 39.
Borner, C. 24.
Böse, E. 36. 37. 38.
Bouvier, E. L. et d'Emmerez de Charmoy 17.
Boveri, Th. 17.
Brahms, H. 40.
Branson, E. B. 31. 40.
Brehm, V. 17.
Brick, C. 1.
Bridges, C. 17.
Bridges, C. B. 2. 17. 27.
Bridges, C. B. and Mohr, O. L. 17.
Brockmann-Jerosch, H. 46.
Broek, A. J. P. v. d. 22.
Brotherton, J. W. and Bartlett, H. 2. 9.
Brown, B. S. 27.
Brugsch, T. und Dresel, K. 22.
Bubnoff, S. von 30.
Buchholz, J. T. 9.
Buckman, S. S. 31. 38.
Burgeff, H. 26.
Burlingame, L. L. 46.
Bygden, A. 9.

Cann, F. 34.
Carlgren, O. 24.
Caron-Eldingen, v. 2.
Castle, W. E. 2. 17.
Castle, W. E. and Wright, S. 17.
Cereceda, D. 31.
Chaney, R. W. 46.
Chapelle, E. H. la 22.
Chapman, F. und Etheridge, R. Jr. 31.
Checchia-Rispoli, G. 35.
Christie, M. 28.
Clarke, F. W. und Wheeler, W. C. 30.
Clarke, J. M. 39.
Classen, K. 22.
Cobb, F. and Bartlett, H. H. 9.
Cockerell, T. D. A. 10.
Cohen Stuart, C. P. 28.
Cole, L. J. and Kelley, F. J. 17.
Cole, L. J. and Kirkpatrick, W. F. 17.
Collins, E. J., Camb, P. A. and Lond, B. Sc. 10.
Collins, G. N. 10.
Cook, O. F. 2.
Cooke, C. W. und Cushman, J. A. 34.
Correns, C. 10.
Cossmann, M. 30. 31. 36. 37.
Cossmann, M. und Peyrot 37.
Coulter, I. M. and M. C. 2.
Coutinho, A. P. 10.
Cushman, J. A. 34.
Cunningham, B. 10.
Crick, G. C. 38.

Dahlgren, K. V. O. 10.
Dall, W. H. 36.
Dalloni 31.
Danforth, C. 18.
Daniel, L. 10.
Danysz, M. J. 10.
Davenport, C. B. 18. 22.
Davenport, C. B. and Scudder, M. 22.
Davis, B. M. 10.

Davis, D. 24.
Davis, E. T. 34.
Dawson, Chs. and Woodward, A. S. 43.
Dehorne, J. 34.
Delage, Y. 2.
Del Campana, D. 41.
Dembowski, J. 2.
Deperet, Ch. 43.
Deperet, Ch. und Gentil, L. 31.
Detlefsen, J. A. 18.
Detlefsen, J. A. and Roberts, E. 18.
Devrient, E. 2.
Diener, C. 38.
Dietrich, W. O. 35. 43.
Dollfus, G. F. 31.
Don, A. W. R. und Hickling, G. 39.
Donald, F. 10.
Douvillé, H. 34.
Douvillé, R. 38.
Driesch, H. 2. 24.
Duerden, J. 29.
Duncker, G. 2.
Dürken, B. 2.

East, E. M. 2. 10.
East, E. M. and Park, J. B. 10.
Ekman, S. 2.
Elliot, G. F. Scott 44.
Ellis, D. 31. 46.
Elsner, F. W. 44.
Emerson, R. A. 10.
Engelbrecht, T. H. 23.
Erhard, C. 2.
Euler, K. 10.
Everest, A. E. 2.
Ewart, J. C. 2.

Fallot, P. 31.
Falz-Fein, F. v. 24.
Faura y Sans 31. 36.
Feige, E. 2.
Fejérváry, G. J. 42.
Fernald, M. L. 10.
Fischer, E. 2. 3. 30.
Fischer, H. 23.
Fischli, H. 34.
Fischli, H. und Weber, J. 31.
Franqué, O. v. 18.
Franz, V. 24.
Frateur, J. L. 18.
Freeman, G. F. 10.
Freundlich, H. 3.
Fritsch, G. 18. 26. 43. 44.
Fritzsche, H. 31.
Frölich, G. 3. 29.
Fruwirth, C. 3. 10. 28.
Fuchs, A. 31.

Gabb, W. 32.
Gaede 29
Gans, H. 24.
Garcia de Cid, F. 32.
Garwood, Edm. J. 46.
Gassner, G. 11.
Gauger, M. 3.
Gerber, Ed. 32.
Gerth, H. 25.
Giffen, A. E. van 43.
Gilmore, Ch. W. 41. 43.
Girty, G. H. 34.
Godin, P. 22.
Goetz, E. 11.
Goldfarb, A. J. 18.
Goldschmidt, R. 3. 18.
Goodale, H. und Macmullen, G. 18.
Goodspeed, J. H. and Clauson, R. E. 3. 19.
Gothan, W. und Zimmermann, E. 32. 46.
Gottschick, F. und Wenz, W. 32.
Gould, H. 25.
Gowen, J. W. 18.
Graevenitz, L. v. 11.
Gregory, J. W. und French, J. B. 35.
Grönwall, Karl A. 36.
Grunau, H. 29.
Gschwandner, H. und Rebel, H. 18.

Haberlandt, A. und Lebzeller, V. 26.
Haeckel 3.
Haecker, V. 18.
Hagem, O. 3. 11.
Halsted, B. D. 11.
Hance, R. T. 26.
Hanne, R. 29.
Hansen, H., † 25.

Harper, R. A. 11.
Harrassowitz, H. L. F. 41.
Harris, J. A. 3. 11.
Harris, J. A. and Blakeslee, A. F. 18.
Harris, J. A., Blakeslee, A. F. and Warner, D. E. 18.
Harrison, H. 18.
Hauser, O. 30.
Hayes, H. K. 11.
Hector, G. 11.
Hedström, H. 36.
Hegner, R. W. 18.
Heilborn, A. 3. 44.
Heilmann, G. 42.
Heinrich, M. 35.
Heinricher, E. 11.
Heinzerling, 18.
Helweg, L. 23.
Hennen, R. V. und Reger, D. B. 32.
Hennig, Edw. 40. 43.
Henning, A. E. 11.
Herbst 18.
Heribert-Nilsson, N. 28.
Hernández Pacheco 41.
Heron-Allen, Edw. und Barnard, J. E. 34.
Herrmann, G. 22.
Hertwig, O. 3.
Hertwig, P. 19. 27.
Herwerden, M. A. van 19.
Hessing, J. 11.
Hill, A. W. 12.
Hilzheimer, M. 25.
Hindle, E. 19.
Hinds, H. und Greene, F. C. 32.
Hodgson, R. W. 12.
Hodgkinson, E. E. 19.
Hoffmann, H. 22.
Hofsten, N. v. 3.
Holden, R. 46.
Holle, H. G. 3.
Honing, J. A. 28.
Horst, M. 44.
Houwink, R. Hzn. 3.
Hoyermann, Th. 38.
Huene, F. v. 3. 25.
Hultkrantz, J. V. 4.
Hussakof, L. 41.
Hyde, R. R. 19.
Hyde, R. R. and Powell, H. M. 19.

Ibsen, H. L. 19.
Ikeno, S. 12.
Illing, V. Chs. 32. 39.

Jackson, R. T. 35.
Jacobsohn, J. 46.
Jaekel, O. 41.
Janssens, F. A. 3.
Jeffrey, E. C. 4.
Jeffrey, E. C. und Scott, D. H. 46.
Jennings, H. S. 4. 19.
Jensen, Ad. S. 32.
Jensen, P. 4.
Johannsen, W. 4.
Jones, D. F. 4. 12.
Jones, D. F. and Gallastegnie, C. A. 12.
Jongmanns, W. J. 46.
Jordan, H. 25.
Jordan, H. E. 27.
Jörgensen, E. 12.
Joseph, H. 19.
Jürgens, L. 22.

Kajanus, B. 12.
Kalt, B. und Seelhorst, v. 28.
Kammerer, P. 4. 19.
Kearney, T. H. and Wells, W. G. 12.
Keith, A. 26.
Keller, C. 23.
Kempton, J. H. 12. 23.
Kendall, W. C. 4.
Kiessling, L. 28.
Kihara, K. 26.
Kilian, A. 32.
Killer, J. 28.
Killermann, S. 23. 44.
Kindle, E. M. 32.
King, H. 19.
Kirchner, O. v. 12.
Kirk, E. 35.
Kirkham, W. 19.
Kirste, E. 35.
Klatt, B. 19.

Kniep, H. 4. 12.
Kober, 23.
Koch, L. 28.
Koch, M. E. and Riddle, O. 25.
Kohlbrugge, J. H. F. 4.
Kølpin Ravn, F. 4.
Kooiman, H. N. 25.
Kormos, Th. 43.
Kranichfeld, H. 4.
Krause, F. 28.
Kräusel, R. 46.
Kronacher, C. 29.
Küster, E. 12. 13.

Lambe, L. M. 41.
Lamber, J. 35.
Lambrecht, K. 42.
Lange jr., D. de 4.
Lanquine, A. 35.
Lapparent, J. de 34.
Latter, O. H. 19.
Laughlin, H. H. 4.
La Vaulx, R. R. de 19.
Lee, A. 4. 19.
Lee, W. T. und Knowlton, F. H. 47.
Lehmann, E. 13.
Leuchs, K. 32. 37. 38.
Leuthardt, F. 43. 47.
Lindhard, E. und Iversen, K. 13.
Lindstrom, E. W. 13.
Lingelsheim, A. 23.
Lisson, C. J. 32.
Little, C. C. 19.
Lloyd, F. E. 13.
Lohr, P. J. 23.
Longstaff-Donald, J. 37.
Lotsy, J. P. 13.
Love, A. G. and Davenport, C. B. 22.
Love, H. H. and Craig, W. T. 13.
Love, H. H. and McRostie, G. P. 13.
Lozano, Enr. D. 47.
Lull, R. S. 32.
Lundegårdh, H. 13.
Luschan, F. v. 4.
Lüthy, J. 32.

Mac Dougal, D. T. and Spoehr, H. A. 23.
Macfarlane, J. M. 4.
MacRostie, G. O. 13.
Magnair, P. 32.
Malinowski, E. 13.
Mandekic, V. 23.
Marbe, K. 4.
Marshall, P. 32. 36.
Martin, K. 32. 36. 37. 38.
Marty, P. 42.
Matson, G. C. und Berry, F. W. 47.
Mathews, A. P. 4.
Matschie, P. 25.
Matthew, W. D. und Granger, W. 41. 42.
Maury, C. J. 33.
May, W. 4.
Mehl, M. G. 41.
Meirowsky, E. 22.
Melin, D. 5.
Mendiola, N. B. 13.
Merriam, J. C. 43.
Metcalf, M. M. 5.
Metz, C. W. 19.
Metz, C. W. and Bridges, C. B. 20.
Meunier, Fern. 39.
Meunier, St. 30.
Meunissier, A. 13.
Meyer, C. J. und Zimmermann, W. 13.
Middleton, A. R. 20.
Miller, G. S. 44.
Mohr, L. L. 20. 22. 27.
Mohr, O. L. and Wriedt, Chr. 22.
Mook, Chs. C. 41.
Moore, C. 20. 25.
Morgan, J. de 33. 36. 38.
Morgan, T. H. 5. 27.
Morgan, T. H. and Bridges, C. B. 5.
Morgan, T. H., Bridges, C. B. and Sturtevant, A. H. 5. 20. 27.
Möteflndt, Hugo 44.
Muckermann, H. 30.
Murbeck 23.
Müller, G. S. 44.
Müller, H. J. 20.
Müller, K. 28

Nachtsheim, H. 5. 20. 27.
Naef, A. 5.
Nathorst, A. G. 47.

Neethling, J. H. 13.
Ness, H. 13.
Neumayer, L. 41.
Newton, R. R. 33. 37.
Nicholas, Tr. Chs. 39.
Nicolas, G. 14.
Nilsson-Ehle, H. 5.
Nothnagel, M. 26.
Nowak, Jan. 38.

Obermaier, H. 44.
Oberstein, O. 14.
Onslow, H. 20.
Oppenheim, P. 35.
Oppenoort, W. F. F. 34.
Orban, G. 14.
Osborn, H. F. 43. 45.
Osborn, H. T. 40.
Osterhout, W. J. V. 5.
Oswald, F. 33.
Oßwald, K. 33.
Oudemans, A. C. 42.

Pandler, Fr. 45.
Paris, E. T. und Richardson, L. 37.
Parsons, L. M. 35.
Paton, D. N. 5.
Paulsen, J. 22.
Peach, B. N. und Horne, J. 44.
Pearl, R. 5. 20.
Pearson, K. 5.
Pearson, K. and Tocher, J. F. 6.
Peter, K. 6.
Petroniewics, B. und Woodward, A. S. 42.
Pleijel, C. 14.
Plough, H. H. 6.
Poll, H. 6.
Potonié, H. 47.
Pringsheim, H. 6.
Punnett, R. C. 14.
Rasmuson, H. 14.
Raunkiaer, C. 14.
Ravn, J. P. J. 33. 35. 36. 37. 38.
Rayner, M. C. 14.
Reed, H. S. 14.
Reichert, E. T. 6. 23.
Reid, Cl. 47.
Reimers, J. H. W. Th. 25. 29.
Reinke, J. 6.
Remlinger, P. 14.
Renner, O. 14.
Repelin, J. 44.
Revilliod, P. 44.
Richardson, C. W. 14.
Richet, Ch. et Cardot, H. 14.
Richter, R. 36.
Richter, Rud. und E. 39.
Riddle, O. 20. 25.
Ritzman, E. G. and Davenport, C. B. 21.
Robbins, R. B. 6.
Roberts, H. F. 6.
Rollier, L. 33.
Rosenberg, O. 26.
Rosendahl, C. O. 14.
Ruedemann, R. 40.
Rutgers, A. A. L. 28.
Růžička, V. 25.

Safir, S. R. 21.
Salfeld, H. 39.
Salisbury, E. J. 14. 24.
Sakamura, T. 24. 26.
Salmon, E. 28.
Sax, K. 26.
Schacke, M. A. 26.
Schade, H. J. M. 14.
Schaffner, J. H. 14.
Schallmeyer, W. 6.
Schaxel, J. 6.
Schellenberg, G. 24.
Schierbeck, A. 47.
Schiefferdecker, P. 26. 45.
Schlagintweit, O. 47.
Schlesinger, G. 44.
Schlosser, M. 41.
Schmehl, R. 29.
Schmid, G. 21.
Schmidt, J. 6. 21. 29.
Schott 22.
Schréter, Z. 44.
Schröder, R. 33.
Schubart, P. 28.
Schuchardt, C. 45.
Schultze, M. 45.

Schulze, P. 25.
Schüepp, O. 24.
Schürer, Waldheim H. v. 45.
Schürhoff, P. N. 20. 24.
Schwerin, F., Grf. v. 14. 24.
Schwoerer, M. 22.
v. Seidlitz, W. 40.
Sellards, E. H., Chamberlin, R. T., Vaughan, Th. W., Hrdlička, A., Hay, O. P. und MacCurdy, G. G. 45.
Semon, R., † 6.
Seurat, L. G. 21.
Seward, A. 47.
Shamel, A. D. 6. 14. 15.
Shamel, A. D. and Pomeroy, C. S. 15.
Shufeldt, R. W. 42. 43.
Shuler, E. W. 40.
Shull, A. F. 21.
Shull, G. H. 15.
Siemens, H. W. 6. 26.
Sifton, H. B. 47.
Simpson, J. J. 15.
Sinclair, W. J. und Granger, W. 33.
Sinnott, Edm. W. 6. 47.
Sirks, M. J. 7. 28.
Sirks, J. M. en Bijhouwer, J. 15.
Smith, G. E. 45.
Smith, K. 7.
Smith, St. 35.
Smith, W. S. 40. 47.
Soergel, W. 44.
Soper, H. E. 7.
Soper, H. E., Young, A. W., Carl, B. M., Lee, A. and Pearson, K. 7.
Sô, M. and Imai, Y. 15.
Sô, M., Imai, Y. and Terasawa, Y. 15.
Spath, L. F. 39.
Sperlich, A. 15.
Stainier, Xa. 40.
Stanjek, P. 29.
Stauffer, Cl. R. 33.
Stefanini, G. 36.
Stehn, E. 33.
Steiner, Conrad 23.
Stensio, E. A. von 41.
Stieve, H. 21. 25.
Stoll, N. R. and Shull, A. F. 21.
Stolley, E. 39.
Stomps, T. J. 7.
Stopes, M. C. 47. 48.
Stout, A. B. 15.
Studer, Th. 43.
Studer, Th. und Gerber, E. 44.
Study, E. 7.
Sturtevant, A. H. 7. 21. 27.
Sturtevant, A. H., Bridges, C. B. and Morgan, T. H. 7. 27.
Sumner, F. B. 21.
Suter, H. 37.
Suter, N. 37.
Sutton, J. 15.
Swinnerton, H. H. und Trueman, A. E. 39

Tammes, T. 7. 30.
Taubenhaus, H. 39.
Tesch, P. 40.
Thellung, A. 7.
Thompson, W. P. 15.
Thomson, J. A. 7.
Tischler, G. 7.
Tjebbes, K. en Kooiman, H. N. 15.
Tower, W. L. 21. 25.
Trabut, L. 15
Transeau, E. N. 15.
Trechmann, Chs. T. 33.
Tschermack, E. v. 15. 16. 22.
van Tuyl, Fr. M. 48.

Ubisch, L. v. 7.
Ulmansky, S. 29.

Vadasz, M. E. 36.
Vaughan, Arth. 33. 35. 36.
Verhandl. 7.
Verworn, M., Bonnet, R. und Steinmann, G. 45.
Vestergaard, H. A. B. 16.
Vidal, D. Ll. M. 37. 40. 41. 48.
Vierhanner, F. 24.
Virchow, H. 45.
Vodges, A. W. 40.
Vries, H. de 7. 8. 16.
Vryberg, B. 29.

Walther, Joh. 30.
Warren, E. 16.
Warren, H. C. 8.
Weatherwax, P. 8. 26.
Weber, F. P. 23.
Weber, H. A. 33. 48.
Weldon, W. F. R.'s 21.
Weller, S. 34. 36.
Wentworth, E. N. and Remick, B. L. 8.
Wepfer, E. 41.
Werth, E. 8. 45.
Westenhöfer 30.
Wetmore, Al. 43.
Wettstein, F. v. 8.
Whitaker, L. 8.
White, O. E. 8. 16.
Whiting, E. 21.
Whitney, D. 21.
Wieland, O. R. 24. 48.
Wilckens, O. 30.
Wilde, P. A. de 23.
Wille, N. 16.
Willis, J. C. 8.
Williston, S. W. 42.
Williston, W. 40.
Willruth, K. 42.
Wilson, H. E. 36.
Winge, Ö. 16. 26.
Wirén, E. 35.
Wisselingh, C. van 16.
Withers, Th. H. 40.
Witte, H. 16.
Wolk, P. C. v. d. 16.
Woods, H. 34.
Woodward, A. S. 40. 41. 44. 45.
Wriedt, Ch. 29.

Yasui, K. 48.
Young, A. W. and Pearson, K. 8.

Zander, E. 29.
Zeiller, R. 48.
Żelizko, J. V. 36.
Zimmermann, W. 16.
Zorn, W. 21.

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Untersuchungen

über

Intersexualität

von

Richard Goldschmidt

unter Mitwirkung von

Dr. J. Seiler, Dr. H. Poppelbaum, Dr. J. Machida

Eingegangen 6. Oktober 1919

Mit 11 Tafeln und 84 Textfiguren

Vorwort.

Im folgenden veröffentlichen wir ausführlich die Resultate zehnjähriger experimenteller Studien am Schwammspinner *Lymantria dispar L.* zur Lösung des Geschlechtsproblems. Wir glauben, daß in der Hauptsache die Arbeit abgeschlossen ist, wenn sie auch noch zahlreicher Ergänzungen in Einzelheiten bedarf, die wir später zu liefern hoffen. Die Lücken, die noch vorhanden sind, sind größtenteils durch die Schwierigkeiten verursacht, die die Zeitereignisse mit sich brachten, und werden teilweise auch erst ausgefüllt werden können, wenn manches in der Welt anders geworden ist.

Im Laufe der vielen Jahre und in drei Erdteilen ist dem Verfasser bei seinen Untersuchungen soviel Hilfe zuteil geworden, daß kaum Allen gedankt werden kann. Meine wichtigsten Dankesschulden möchte ich aber hier abtragen, obwohl die Liste ungewöhnlich lang ist. Die Untersuchungen wurden im Münchener Zoologischen Institut begonnen und ermöglicht durch die wiederholte Munifizenz der Bayrischen Akademie der Wissenschaften und der Direktion des Zoologischen Instituts, Geh. Rat Rich. Hertwig. Bei der Pflege der Zuchten erwarb sich meinen Dank Dr. P. Lindner und Frau Dr. R. Ehrlich. Die für die erfolgreiche Beendigung der Arbeit notwendige Reise nach Japan wurde mir durch die Verleihung des Kahn-Stipendiums ermöglicht, für die ich vor allem Exzellenz v. Harnack und Exzellenz F. Schmidt zum größten Dank verpflichtet bin. Für die vortreffliche Vorbereitung meines Materials bewahre ich dem leider zu früh verstorbenen Kollegen Toyama ein dankbares Angedenken; den Professoren Sassaki und Ishikawa danke ich für die freigiebige Aufnahme in ihrem Institut in Tokyo und Prof. Ishikawa im besonderen für alles, was er während meiner Anwesenheit für mich tat. In Herrn Sugeyama hatte ich einen gewissenhaften und hilfsbereiten Assistenten. Die Zuchten des Jahres 1915 wurden im Bussey-Institut der Harvard-Universität, Forest Hills, Mass. ausgeführt, in dem mir die Professoren W. M. Wheeler, E. East, W. E. Castle Gast-

freundschaft gewährten. Dr. R. W. Glaser und Mr. Burgess vom Dept. of Agriculture gebührt mein besonderer Dank für viele Hilfe, auch meinen Helfern Dr. Fish und Mrs. Baumberger.

Die Zuchten der Sommer 1916 und 1917 wurden im Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass. ausgeführt, dessen Direktion, vor allem Prof. F. R. Lillie mir jede Hilfe angedeihen ließ und mich zu großem Dank verpflichtete. Herr Thomas assistierte mir bei den Zuchten. Während der Wintersemester 1914—1918 genoß ich die vortreffliche Gastfreundschaft des Osborn Zoological Laboratory der Yale University, New Haven, Conn., dessen Direktor, Prof. R. G. Harrison ich niemals werde genug danken können für alles, was er für mich in ruhiger wie in kritischer Zeit tat. Leider wurde dann meine Arbeit vor der Zuchtsaison 1918 durch die Folgen der kriegerischen Ereignisse unterbrochen und das einzigartige Zuchtmaterial ging auch zugrunde, da die hysterische und schikanöse Handhabung der Briefzensur im Internierungslager eine Verfügung unmöglich machte. Während der Jahre meiner Abwesenheit von der Heimat führte mein vortrefflicher Mitarbeiter, Dr. Seiler alle in Berlin befindlichen Zuchten in gewissenhaftester Weise unter nicht immer leichten Verhältnissen weiter und trug so nicht wenig dazu bei, daß die Arbeit erfolgreich durchgeführt werden konnte; ihm gebührt mein besonderer Dank.

Inhalt.

Seite

Vorwort XIII

Vorbemerkung 1

1. Die in den Versuchen verwandten Rassen 2
2. Die normalen Geschlechter 4
3. Charakterisierung der Intersexualitätsklassen 5

I. Weibliche Intersexualität 6

A. Gifutypus 6
B. Haupttypus 7

II. Männliche Intersexualität 8

4. Vorbemerkungen über das Zahlenverhältnis der Geschlechter 9
5. Versuche über weibliche Intersexualität 12

I. Schwache und starke Rassen und die F_1-Intersexualität 12

A. Verhalten reiner Rassen 12
B. Kreuzungen zwischen schwachen Rassen 13
C. Kreuzungen zwischen starken Rassen 15
D. Kreuzungen von Weibchen starker mit Männchen schwacher Rassen 15
E. Kreuzungen von Weibchen schwacher mit Männchen starker Rassen 16
a) beginnende Intersexualität 17
b) schwache Intersexualität 18
c) mittlere Intersexualität 19
d) starke Intersexualität 19
e) höchstgradige Intersexualität 20
f) Geschlechtsumkehr 21
G. Die gefundenen Gesetzmäßigkeiten 23

II. Genetische Analyse von „Schwäche“ und „Stärke“ in weiteren Generationen 32

A. Verhalten nach Kreuzungen schwacher und starker Rassen inter se . 33
B, C. F_2—F_n aus Kreuzung starker Weibchen mit schwachen Männchen 34
D, E. Rückkreuzungen in der starken Linie 36
F. F_2 der intersexuellen F_1 37
G, H. Rückkreuzungen mit intersexuellen Weibchen 38
J, K. Rückkreuzungen mit Brüdern der intersexuellen ♀ 38
L. Rückkreuzung auf Weibchen der schwachen Rassen 41
M. Schlußfolgerung und Zusammenfassung 41

Seite

III. Weitere Proben auf die abgeleiteten Sätze 45
A, B, C. Weitere Kreuzungen 45
D. Die Tripel- und Quadrupelkreuzungen 49
IV. Die vermeintliche Inzuchtsintersexualität 53
V. Die Rasse Gifu 58
VI. Diskussion 61
VII. Die Extraweibchen und das Problem Plasma oder Y-Chromosom? . . . 67
6. Versuche über männliche Intersexualität 74
I. Erste Serie 74
A. Kreuzung Fuk ♂ Hok 78
B. Die reziproke Kreuzung 78
C. Kreuzung der Fukuokarasse mit deutschen dispar 79
D. F. F_2 und Rückkreuzungen aus A 79
G. Tripel- und Quadrupelkreuzungen 80
II. Zweite Serie 83
A. Kreuzung (stark × schwach)² 83
B. F_3—Fn hieraus 84
C—E. Rückkreuzungen 85
F. Hokkaidokombinationen 85
G. Schlußfolgerungen 87
III. Dritte Serie 88
IV. Genetische Analyse 90
V. Der Beweis der Quantitätsrelationen aus den Mehrfachkreuzungen . . . 105
VI. Die Extramännchen 109
7. Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität 110
I. Die Antennen 112
A. Weibliche Intersexualität 112
B. Männliche Intersexualität 116
II. Die Flügelform 117
III. Das Abdomen 118
A. Weibliche Intersexualität 118
B. Männliche Intersexualität 120
IV. Die Geschlechtsorgane 120
A. Die Gonaden 121
a) Die Entwicklung der normalen Geschlechtsdrüse 121
b) Die Gonaden intersexueller Weibchen 123
c) Die Gonaden intersexueller Männchen 128
B. Die Kopulationsorgane 131
a) Die Kopulationsorgane der normalen Geschlechter 131
α) Das weibliche Organ 132
β) Das männliche Organ 133
γ) Entwicklungsgeschichte 135

Seite
b) Der Kopulationsapparat intersexueller Weibchen . . . 137
c) Der Kopulationsapparat intersexueller Männchen 153
d) Abnormitäten 159
C. Die Geschlechtsausführwege 161
V. Die Instinkte 165
A. Allgemeines Verhalten 165
B. Die Sexualinstinkte 167
VI. Die Puppenhülle 168
VII. Die Flügel- und Körperfarbe 170
VIII. Zusammenfassendes 179
8. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen . . . 179
9. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere 187
10. Cytologisches 190
11. Intersexualität und somatische Mutation 193
12. Die biologische Bedeutung der Valenzvariation 194
13. Schlußbemerkung 195
Literatur 196
Tafelerklärung 197

Vorbemerkung.

Die Länge der Zeit, über die sich die folgenden Untersuchungen erstrecken, bringt es mit sich, daß sich unsere Ansichten, wenn auch nicht im Prinzip, so doch in vielen Einzelheiten, verschoben haben. Wir müssen deshalb bitten, solche Auffassungen in früheren Veröffentlichungen über den gleichen Gegenstand, die mit den hier niedergelegten in Widerspruch stehen, als veraltet zu betrachten. Aber auch in bezug auf die Tatsachen sind Korrekturen nötig, besonders in bezug auf gewisse Punkte meiner Veröffentlichung von 1912. Damals glaubte ich, daß die Form japonica eine einheitliche Rasse sei und behandelte die Resultate dementsprechend. Die verschiedenen Typen der Intersexualität wurden daher zusammengeworfen und auf ihren Grad in der Einzelzucht kein Wert gelegt. Noch wesentlicher aber ist ein anderer Fehler. Ich glaubte, daß die weibliche Intersexualitätsreihe beginne mit Individuen, die bis auf eine leichte Verdunkelung der Flügel ganz normal aussehen. Solche wurden nun in den F_2-Zuchten der normalen reziproken Kreuzung und in gewissen Rückkreuzungen gefunden und als intersexuell registriert. Dadurch kam ein für die Interpretation wichtiges Resultat zu stande, nämlich Identität der reziproken F_2-Kreuzungen. Dies beruht nun auf einem Irrtum: denn es wurde inzwischen über jeden Zweifel klar, daß diese Individuen gar nicht intersexuell waren, sondern daß es sich um eine Flügelfärbung handelte, die als rein somatisches Segregationsresultat bei gewissen Japanerkreuzungen vorkommt. Von dem Material von 1910 und 1911, das jener Veröffentlichung zugrunde liegt, wurde nur ein Teil der interessantesten F_1-Tiere aufbewahrt und daher ist eine nachträgliche Einzelkorrektur nicht möglich. Wir lassen daher im folgenden jene Zuchten, bis auf die eine F_1, als zweifelhaft außer Betracht. Sie sind seitdem ja mehrfach wiederholt worden, stets mit dem gleichen, korrigierten Resultat. Seit 1912 wurde nahezu das gesamte gezüchtete Material (außer den reinen Rassen) aufbewahrt. Die Sammlung enthält jetzt ca. 50000 Stück, schließt aber das von Herrn

Machida gezüchtete Material nicht ein. Im ganzen, also einschließlich der Reinzuchten, beruht die folgende Untersuchung auf der Zucht von ungefähr 75000 Individuen. Das gesamte Material befindet sich (oder wird sich bald befinden) im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie und wird gern demonstriert.

1. Die zu den Versuchen verwandten Rassen.

Die geographischen Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar L.*, die zu den Versuchen benutzt wurden, stammen aus Europa, Japan und Amerika. Wir kümmern uns hier nicht darum, ob sie verschiedene Varietäten usw. im Sinne des Systematikers darstellen, sondern bezeichnen jede Form von verschiedenem Herkunftsort als eine Rasse. Die Rasse Berlin bedeutet also, daß mein Material in Berlin gefunden wurde und nichts mehr. Tatsächlich sind fast alle von mir benutzten Rassen auch somatisch unterscheidbar, so daß die Zahl differenter Rassen dieses Nachtfalters geradezu unendlich groß sein muß. Ihre Verteilung und das erbliche Verhalten der Differenzcharaktere bei Kreuzung ist ein besonderes Problem, über das ich umfangreiche Studien angestellt habe, die aber noch nicht abgeschlossen sind. Die Einzelbeschreibung, die zahlreiche Abbildungen erfordert, kann erst dann gegeben werden.

Eine Bemerkung ist hier am Platz. In den letzten Jahren haben sich die deutschen Amateurzüchter mit einer wahren Leidenschaft auf das Züchten der dispar-japonica-Kreuzungen gestürzt. Die Folge davon ist, daß in Gegenden, wo viele Liebhaber leben, die Rassen aus der freien Natur nicht einwandfrei sind. Bei Benutzung von Freilandmaterial für Versuche wie die hier besprochenen empfiehlt es sich daher, es weitab von Zentren der Amateurentomologie zu sammeln, jedenfalls durch genaues Studium der Raupencharaktere (des sichersten Kennzeichens) die Reinheit des Materials sicherzustellen. Erst kürzlich flog uns hier in Berlin ein intersexuelles Männchen zu, das zweifellos einer japonica-Kreuzung entstammte. Also Vorsicht!

I. Europäische Rassen.

A. Deutsche.

1. *Rasse Schneidemühl* aus Schneidemühl, Posen.
   Der Falter ist nicht wesentlich von anderen deutschen Formen verschieden. Dagegen sind die Raupen charakteristisch.

2. *Rasse Berlin.* Nördliche Umgebung Berlins. Raupen charakteristisch und verschieden von 1.
3. *Rasse Stuttgart.* Ähnlich Nr. 2.
4. *Rasse Rheinland.*
   Raupen charakteristisch von den vorhergehenden verschieden, ähnlich Berlin.
5. *Rasse Schlesien.* Wurde nur in einem Jahrgang benutzt und Rassencharaktere nicht notiert.

B. Südeuropäer.

1. *Rasse Fiume* aus Südungarn.
   Raupen von allen anderen studierten Formen verschieden.

II. Japanische Rassen. (s. nachstehende Karte.)

1. *Rasse Hokkaido* von der nördlichsten Insel Japans. Sie ist als besondere Spezies beschrieben worden. Es ist die kleinste mir bekannte Rasse und Falter wie Raupen sind von jeder anderen mir bekannten Rasse verschieden.
2. *Rasse Aomori* vom Nordzipfel der Hauptinsel. Raupen wie Falter charakteristisch und distinkt, besonders die Flügelfarbe der Männchen.
3. *Rasse Ogi* bei Tokyo. Ebenfalls Raupen und Falter charakteristisch. *Die Rassen Tokyo und Saitama* sind wohl identisch mit Ogi.
4. *Rasse Gifu* in Mitteljapan. Falter durch Flügelfärbung charakterisiert, auch Raupen von anderen Rassen unterscheidbar.
5. *Rassen Kyoto* von Mitteljapan und

6, 7. *Kumamoto* und *Fukuoka* von der südlichen Insel Kyushiu. Falter und Raupen besonders verschieden von anderen Rassen, aber untereinander kaum unterscheidbar. Dagegen verschieden im Kreuzungsverhalten.

8—10. *Rassen Japonica Br, X, Y.* Von Züchtern importierte Rassen unbekannter Herkunft. Typisch verschieden im Kreuzungsresultat.

III. Amerikaner.

Rasse Massachusetts. Ich habe an den verschiedenen Punkten des Verbreitungsgebiets im Staat Massachusetts keine nennenswerten Differenzen gefunden. Da all die Millionen amerikanischer Schwammspinner,

die die Wälder verheeren, von den wenigen Individuen abstammen, die Herrn Trouvelot in den 70er Jahren entkamen, ist es nicht sehr erstaunlich. Falter und Raupen sind sehr ähnlich der deutschen Rasse Rheinland, aber verhalten sich anders in den Kreuzungen.

Fig. 1.

2. Die normalen Geschlechter.

Die Hauptunterschiede der Geschlechter, die für die von Einzelheiten absehenden Betrachtungen des experimentellen Teils zu beachten sind, sind folgende:

1. *Flügelform.* Die weiblichen Vorderflügel sind viel länger als breit, skalpellförmig. Die männlichen Vorderflügel sind relativ breit und dreieckig. Die zusammengefalteten weiblichen Flügel formen daher ein längliches Dach, die männlichen eine dreieckige Fläche. Die Weibchen sind viel größer als die Männchen. (s. Textfig. 77.)
2. *Flügelfarbe.* Weibliche Flügel weiß mit dunklen Zickzackbinden. Bei manchen Rassen ist die Grundfarbe mehr grau („angeraucht"), bei anderen gelblich oder rosa. Männliche Flügel stets pigmentiert, Farbe variierend zwischen grau, braun, braunschwarz.
3. *Antennen.* Die Seitenfiedern der weiblichen Antennen sind so kurz, daß sie dem unbewaffneten Auge nicht auffallen. Männliche Antennen sind lang gefiedert. (s. Taf. VI Fig. 97, Taf. VII Fig. 124.)
4. *Abdomen.* Weibliches Abdomen dick, weißlich behaart, terminal dicht mit der Afterwolle bedeckt, die auf die abgelegten Eier abgerieben wird, so den Eischwamm bildend. Männliches Abdomen schlank, nadelförmig, hinten in einen Haarpinsel endigend, von der Farbe der Flügel.
5. *Genitalien.* Erwachsenes Ovar aus dicht zusammengeknäulten Eiröhren bestehend, die von 50 bis 1200 reifen Eiern enthalten, die den Leib prall anfüllen. Hoden ein unpaarer Körper von Stecknadelkopfgröße.
6. *Kopulationsorgane.* Außerordentlich verschieden, wie Textfig. 31 zeigt. Einzelheiten an anderer Stelle.
7. *Instinkte.* Bei Tage sitzt das Weibchen still. Von Ausnahmen abgesehen, kann man es reizen wie man will, es bewegt sich nicht, ist völlig indolent. Niemals sah ich ein Weibchen bei Tage fliegen. Männchen sind sehr reizbar und fliegen auf kleinsten Reiz hin heftig umher.
8. *Kopulationsinstinkte.* Sie sind stärker als bei den meisten Lepidopteren. Ein normales Weibchen zieht meist sofort die Männchen an und normale Männchen sind außerordentlich kopulationslustig.

3. Charakterisierung der Intersexualitätsklassen.

Um die Darstellung der experimentellen Resultate zu erleichtern, teilen wir die intersexuellen Tiere in Klassen ein, die natürlich künstlicher Natur sind, in Wirklichkeit ineinander übergehen. Wir sehen

dabei von Einzelheiten ab, die im entwicklungsphysiologischen Teil behandelt werden. Wir benutzen die folgenden Bezeichnungen:

I. Weibliche Intersexualität.

Intersexuelle Weibchen sind genetisch Weibchen, die im Laufe ihrer Entwicklung mehr oder minder viele männliche Attribute entwickeln.

A. Gifutypus.

Wir müssen bei weiblicher Intersexualität zwei Typen unterscheiden, die darin verschieden sind, wie sich die Intersexualität in der Flügelfärbung äußert. Der erste Typus kommt bis jetzt nur vor, wenn die Rasse Gifu I für die Intersexualität verantwortlich ist, weshalb wir vom Gifutypus reden. Bei ihm sind in früheren Intersexualitätsstufen die Flügel noch von weißer weiblicher Farbe und nehmen mit ansteigender Intersexualität die männliche Pigmentierung in Form von sich über die Flügel allmählich ausbreitenden Pigmentströmen an. Alles andere ist wie beim Haupttypus.

a) Beginnende Intersexualität. Flügelform- und Farbe weiblich. Einige Antennenfiedern zuerst, dann weiterhin alle verlängern sich. Abdomen normal. Genitalien normal. Instinkte normal. Die Tiere sind fruchtbar. Beispiel Taf. II Fig 17.

b) Schwache Intersexualität. Kontinuierlich mit vorgehender verbunden. Flügelform weiblich. Flügelfarbe von weiblich beginnend bis $^1/_4$ mit männlichem Pigment bedeckt. Antennen etwas gefiedert. Abdomen und innere Genitalien weiblich. Kopulationsapparat bereits deutlich intersexuell. Instinkte weiblich. Die Tiere kopulieren und setzen normal aussehenden Eierschwamm ab, der aber keine Eier enthält, da die Legeröhre nicht mehr funktioniert. Beispiel Taf. II Fig. 18—23, 26.

c) Mittlere Intersexualität. Kontinuierlich mit vorhergehender verbunden. Flügelform weiblich. Flügelfarbe zeigt weitere Zunahme des männlichen Pigments, das vorherrschend wird. Antennen mittelstark gefiedert. Abdomen und innere Genitalien weiblich, aber weniger reife Eier im Ovar. Kopulationsapparat beträchtlich intersexuell. Instinkte weiblich bis intermediär, aber nur geringe Anziehungskraft auf Männchen. Selten erfolgt Kopulation von kurzer Dauer. Dann reibt sich das Tier etwas Afterwolle ab und bildet rudimentären Eierschwamm ohne Eier. Beispiel Taf. II Fig. 24, 25, 27, 28.

d) Starke Intersexualität. Kontinuierlich mit vorhergehender verbunden. Flügelform ist bei den Minusindividuen der Gruppe noch

fast weiblich, und wird, durch alle Übergänge hindurch, bei den Plusindividuen nahezu männlich. In der Flügelfarbe verschwindet weiß bis auf geringe Streifen. Antennen stark gefiedert, wenn auch etwas weniger als beim Männchen. Das Abdomen ist bei Minusindividuen noch ziemlich dick und nimmt dann ab bis zu nahezu völliger Männlichkeit. Die Form und Behaarung ist fast männlich bis ganz männlich. Die Gonade ist ein jugendliches Ovar mit weitgehenden Rückbildungen. Kopulationsapparat stark intersexuell. Instinkte intermediär bis mehr männlich. Kopulieren nicht mehr und verlassen ihren Platz, wenn gelegentlich ein Männchen sie belästigt. Beispiel Taf. II Fig. 29—34.

e) Höchstgradige Intersexualität oder Weibchenmännchen. Tiere äußerlich völlig gleich Männchen, mit Ausnahme von kleinen weißen „Spritzern" auf den Flügeln. Gonade zeigt die letzten Übergänge von einem sich rückbildenden Ovar in einen Hoden. Kopulationsapparat männlich oder fast männlich. Instinkte männlich, kopulieren mit Weibchen, aber sehr selten erfolgreich. Beispiel Taf. II Fig. 35, 36.

B. Haupttypus.

Wir unterscheiden hier genau die gleichen Stufen wie im Gifutypus. Der wesentliche Unterschied besteht nur darin, daß stets, abgesehen vom allerersten Beginn der Intersexualität, die Flügelfarbe völlig männlich ist. Häufig finden sich auf allen Stufen in dieser männlichen Farbe feine radiäre Spritzer von weiß. Ihr Vorkommen ist aber ungeregelt. Die Farbe des Flügelpigments ist je nach den benutzten Rassen verschieden und hat nichts mit dem Grad der Intersexualität zu tun. Im übrigen paßt die vorhergehende Charakteristik der beginnenden, schwachen, mittleren, starken und hochgradigen Intersexualität auch auf diese Gruppe. Zwischen mittlerer und starker Intersexualität (oder richtiger am Anfang der starken) steht hier noch eine sehr charakteristische Form, die wir als Aomori-Typus bezeichnen wollen. Die Weibchen dieses Typus haben den dicken Leib normaler Weibchen, der aber fast völlig die Form und Behaarung eines männlichen Leibes besitzt. Das Ovar ist fast oder ganz embryonal, in Degeneration und nicht sehr viel größer als ein Hoden. All das Fett, das diese Weibchen zur Bildung der Eidotter aufgestapelt haben, ist unverbraucht und so ist der Leib angefüllt mit einer braunen Brühe, die mit mehr oder minder abgebauter Nahrung angefülltes Blut darstellt. Diese schwillt das Abdomen so an, daß es den Tieren fast nie gelingt, ohne Hilfe aus der Puppenschale zu kommen.

Am Ende dieser auf Taf. I illustrierten Serie steht als letzter möglicher Typus

f) die völlige Geschlechterumkehr, das heißt die Entwicklung aller genetisch weiblichen Eier zu Männchen, die sich, soweit bekannt, in nichts von normalen Männchen unterscheiden. Es wurde nur bisweilen festgestellt, daß die zuletzt schlüpfenden Männchen dieser Zuchten, die mit Sicherheit als genetische Weibchen anzusprechen sind, unfruchtbar waren. Die Ursache ist noch nicht bekannt.

II. Männliche Intersexualität.

Intersexuelle Männchen sind genetisch Männchen, die aber im Lauf der Entwicklung mehr oder minder viele weibliche Attribute entwickeln. Auch bei ihnen können wir eine Reihe von Stufen unterscheiden, die kontinuierlich ineinander übergehen. In bezug auf die Art, wie die männliche Flügelfärbung in die weibliche übergeht, entsprechen die intersexuellen Männchen alle dem Gifutypus der Weibchen. Ein anderer Typus wurde bisher nicht gefunden.

a) Beginnende Intersexualität. Flügelform männlich. Flügelfarbe männlich, aber an irgend einer Stelle der Ober- oder Unterseite irgend eines der Flügel tritt ein kleiner Mosaikfleck weiblicher Farbe auf. Antennen männlich. Abdomen und innere Genitalien männlich. Kopulationsapparat entweder rein männlich oder erste Zeichen der Intersexualität am Uncus. Fluginstinkte männlich, ebenso Kopulationsinstinkte. Völlig fruchtbar. Beispiele Taf. III Fig. 38—50.

b) Schwache Intersexualität. Flügelform männlich. In der Flügelfarbe treten mehr keilförmige Streifen weiblicher Farbe in unregelmäßiger Verteilung, aber typischem Verhältnis zu Flügelachsen und Adern auf. Antennen männlich, Abdomen männlich. Innere Genitalien männlich, aber im Hoden finden sich bei manchen Individuen Eizellnester. Kopulationsapparat beginnend intersexuell. (Uncus). Instinkte und Kopulationsfähigkeit männlich. Fruchtbar. Beispiele Taf. III, IV Fig. 51—60.

c) Mittlere Intersexualität. Flügelform nähert sich der weiblichen mit merkwürdigen Wachstumsstörungen, die häufig gutes Ausbreiten verhindern. Flügelfarbe mehr und mehr weiblich unter Verdrängung des männlichen Pigments. Antennen männlich, Abdomen leicht verdickt, beginnende weibliche Behaarung, Zeichnung und Afterwolle. Innere Genitalien ein oft beträchtlich geschwollener Hoden, der fast nur atypische Spermien enthält, manchmal auch Eier. Kopulationsapparat mehr intersexuell. Instinkte und Kopulationsfähigkeit bei den

Minusindividuen noch männlich, bei den Plustieren schon intermediäre Instinkte, keine Kopulationslust. Fruchtbarkeit minimal oder fehlend. Beispiele Taf. IV, V Fig. 61—81.

d) Starke Intersexualität. Flügelform fast bis ganz weiblich. In der Flügelfarbe wird das männliche Pigment bis auf Reste entlang den Adern reduziert. Erst auf den höchsten Stufen erscheinen die Antennen schwächer gefiedert. Abdomen mehr und mehr weiblich in Form, Farbe und Behaarung. Innere Genitalien ein großer, mehr oder weniger zweiteiliger Hoden bis zwei längliche Gonaden. Diese sind degenerierende Hoden, gefüllt mit degenerierendem Material und meist atypischen Spermienbündeln, dazwischen manchmal, aber nicht immer, Eizellgruppen. Gewisse histologische Feinheiten der Gonade mehr weiblich. Das vas deferens beginnt 4 Kelche in den Hoden zu treiben, entsprechend dem Übergang der gemeinsamen Eileiter in die Eiröhren. Kopulationsapparat noch mehr intersexuell. Instinkte intermediär bis völlig weiblich bei den Plusindividuen. Natürlich keine Kopulation oder Fruchtbarkeit. Beispiele Taf. V Fig. 82—96.

e) Hier sollte nun höchstgradige Intersexualität anschließen bei der die noch fehlenden kleinen Schritte zu völliger Weiblichkeit angetroffen werden. Diese Stufe wurde bis jetzt nicht gezüchtet und kann mit den vorhandenen Rassen auch wohl nicht erhalten werden. Ja, vielleicht ist sie sogar physiologisch unmöglich(?).

f) Wie bei der weiblichen Intersexualität, so ist auch hier die letzte Stufe die der völligen Geschlechterumkehr, der Verwandlung aller genetischen Männchen in Weibchen, die von normalen Weibchen nicht zu unterscheiden sind.

Dies ist nur eine kurze Charakteristik der Intersexualitätsstufen. Alle Einzelheiten sind im entwicklungsphysiologischen Teil abgehandelt.

4. Vorbemerkungen über das Zahlenverhältnis der Geschlechter.

Da bei der Beurteilung einiger Zuchten das Zahlenverhältnis der Geschlechter in Betracht kommt, müssen darüber einige Worte vorausgeschickt werden. Die Verhältnisse liegen bei unserm Objekt nicht so einfach, weil die dispar-Raupen sowohl in der Natur, sowie in den Kulturen gewissen Infektionskrankheiten ausgesetzt sind, die einen selektiven Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter ausüben.

Wir verzichten darauf, die umfangreichen Einzeldaten, die wir im Lauf der Jahre sammelten, hier zu veröffentlichen und teilen nur die Hauptresultate mit. Zwei gleich bösartige Krankheiten suchen die Raupen heim, die Polyederkrankheit und die Flacherie. Erstere, deren Natur erst teilweise aufgeklärt ist, trifft die Raupen in allen Altersstufen und erreicht bei sehr schlimmen Infektionen ihren Höhepunkt meist in jungen Raupenstadien. Die Krankheit ist makroskopisch daran zu erkennen, daß die sterbenden Tiere in ekelerregender Weise zerlaufen. Ein wesentlicher Einfluß dieser Krankheit auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter liegt nicht vor. Die Flacherie hingegen, eine Bakterienkrankheit, erreichte, wo ich sie beobachtete, ihren Höhepunkt stets bei erwachsenen Raupen, die, wenn sie abgestorben sind, oft völlig lebensfrisch aussehen und, wenn aufgenommen, wie ein Gummischlauch erscheinen, dehnbar und elastisch. Es ist nun eine Tatsache, die wir in Hunderten von Einzelzuchten feststellten, daß bei der Mehrzahl unserer Rassen die männlichen Raupen nur 4 Häutungen durchmachen, die weiblichen aber 5 (s. später). Die Folge davon ist, daß die Männchen leichter durchkommen, bevor die sehr infektiöse Krankheit ihren Höhepunkt erreicht hat, während die länger fressenden Weibchen betroffen werden. Flacherie verschiebt somit das Zahlenverhältnis zugunsten der Männchen. Diese Tatsache wird durch die folgenden Daten illustriert. In einer Serie von Zuchten, in denen Flacherie fehlte, aber eine außerordentliche Sterblichkeit junger Stadien durch Polyederkrankheit verursacht wurde, war die Geschlechterzahl nahe der Norm, nämlich:

1. Sterblichkeit vor der 5. Häutung 82,3%
nach der 5. Häutung 0,0%
Zahlenverhältnis ist 105,6 ♂ : 100 ♀

In einer Serie von Zuchten aber, die eine Mischinfektion beider Krankheiten aufwiesen, waren die Verhältnisse so, wenn nur die Sterblichkeit nach der 4. Häutung berücksichtigt wird:

2 Sterblichkeit nach 4. Htg. mehr als 90% = nur ♂
3. „ „ „ „ „ 50% = 246 ♂ : 100 ♀
4. „ „ „ „ „ 20% = 177,8 ♂ : 100 ♀
5. „ „ „ „ „ 10% = 142,7 ♂ : 100 ♀
6. „ „ „ weniger „ 10% = 103,1 ♂ : 100 ♀

Diese Daten bedürfen wohl keiner weiteren Erläuterung.

Es folgt daraus also, daß das normale Zahlenverhältnis nicht aus noch so großen Zahlen gewonnen werden kann, wenn nicht die Sterblichkeitsrate bekannt ist und ihre Verteilung auf die Raupenstadien.

Wir hatten früher auf Grund von Zuchten, in denen keine der beiden Krankheiten vorhanden war und in denen die Sterblichkeit praktisch gleich Null war, ein Zahlenverhältnis von 1078 ♂ : 1230 ♀ festgestellt, also ein leichtes Überwiegen der Weibchen, nämlich 87,6 ♂ : 100 ♀. Im einzelnen hatten etwa ein Drittel der Zuchten ein leichtes Überwiegen der Männchen, die anderen ein Überwiegen der Weibchen gezeigt. Dieses Verhältnis wird nun durch folgende Tatsachen bestätigt. Wir haben neuerlich auch aus einer sehr großen Zahl von Einzelzuchten direkt nach dem Ausschlüpfen eine Anzahl, meist 30, Raupen isoliert und jede einzelne in einem besonderen Glas gezüchtet, um die Wachstumskurven aufzunehmen. Tod und Todesursache jeder Raupe ist somit bekannt. Die folgende Tabelle gibt einen Auszug der Resultate von 6 derartigen Versuchen:

	Ausgangszahl	Gestorben nach			geschlüpft	
		1.-3. Häutung	4. Häutung	5. Häutung	Männchen	Weibchen
1.	20	—	4	—	8	8
2.	18	—	2		6	10
3.	30	8	-	—	9	13
4.	30	4	1	—	13	12
5.	30	—	—	8	15	7 (15)
6.	30	2	1	—	14	13
					65	71

Mit Ausnahme von Nr. 5 erfolgte der Tod an Polyederkrankheit, traf also wohl beide Geschlechter gleichmäßig. Bei Nr. 5 lag Flacherie vor, die 8 der Raupen nach der 5. Häutung tötete. Wir wissen aber positiv, daß diese alle weibliche Raupen waren, weshalb die Zahl 15 in Klammern für Weibchen eingesetzt ist. Das Zahlenverhältnis ist somit 65 ♂ : 71 ♀ oder 91,5 ♂ : 100 ♀, was der früheren Berechnung sehr nahe kommt. Wir können somit sagen, daß das normale Zahlenverhältnis der Geschlechter um 1 : 1 schwankt, mit einer Neigung zur Produktion eines Weibchenüberschusses. Aus dem Vorhergehenden folgt weiterhin, daß in infizierten Zuchten ein Männchenüberschuß keine Bedeutung haben muß, während ein Weibchenüberschuß im gleichen Fall Beachtung verdient. Aus kleinen Zuchten von dispar sollten aber Schlüsse in bezug auf Zahlenverhältnisse der Geschlechter nur gezogen werden, wenn das Verhalten zur selektiven Elimination bekannt ist.

5. Versuche über weibliche Intersexualität.

I. Schwache und starke Rassen und die F_1-Intersexualität.

Nach dem Verhalten bei Kreuzungen können wir zwei Gruppen von Rassen unterscheiden, die wir als schwache und starke bezeichnen wollen. Schwache Rassen sind solche, deren Eier, wenn von dem Sperma einer starken Rasse befruchtet, normale Männchen und intersexuelle Weibchen irgend einer Stufe liefern. Starke sind solche, deren Sperma sich so verhält, wie eben gesagt, deren Eier aber, wenn von dem Sperma einer schwachen Rasse befruchtet, normale Nachkommenschaft ergeben.

Also:

F_1 Schwache ♀ × starke ♂ = ♂♂ + intersexuelle ♀
F_1 Starke ♀ × schwache ♂ = ♂♂ + ♀♀

Schwache Rassen sind alle europäischen und amerikanischen, sowie die japanischen Rassen Kumamoto, Fukuoka, Kyoto, Hokkaido, japonica Br; starke Rassen sind die japanischen Rassen Gifu, Ogi, Saitama, Tokyo, Aomori, japonica X, japonica Y.

Um überflüssige Worte zu sparen, stellen wir in der folgenden Darstellung stets das Resultat in Sperrdruck voran und lassen das Material, aus dem es hervorgeht, folgen. Die gesperrten Sätze können zugleich als Zusammenfassung der Resultate dienen.

A. Sämtliche benutzten Rassen sind, wenn rein gezüchtet, sexuell völlig normal.

Wir haben in den vielen dieser Untersuchung gewidmeten Jahren sämtliche Rassen in mehreren oder vielen Generationen gezogen. Die Zahl der gezogenen Individuen ist nur in vielen Tausenden anzugeben. (Wir zählten sie nicht im einzelnen; aber es sei bemerkt, daß unser Mitarbeiter Machida, der nur zwei Rassen [Tokyo und Hokkaido] züchtete, in seinen Listen 9000 Individuen verzeichnet.) Niemals ist in irgend einer Rasse eine sexuelle Abnormität aufgetreten. Dies stimmt zu den Erfahrungen aus der Natur. Gelegentlich wird einmal in der Natur ein bilateraler Gynandromorph gefunden und vereinzelte intersexuelle Männchen (die Farbenzwitter der Sammler) treten gelegentlich auf und finden ihren Weg in Sammlungen. Dabei kommen die Schwamm-

spinner in Infektionsdistrikten wie etwa im Staat Massachusetts in Millionen und Abermillionen zur Beobachtung.

B. Sämtliche schwachen Rassen, in irgendeiner Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.

Da hier wie im folgenden nur von weiblicher Intersexualität die Rede ist, werden intersexuelle Männchen bei den Männchen mitgezählt. Ein (i) hinter ♂ bedeutet, daß hier männliche Intersexualität auftritt. Die betreffenden Zuchten werden uns dann später wieder begegnen. Die folgende Tabelle illustriert obigen Satz, von dem niemals eine Ausnahme gefunden wurde:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 9	Schneidemühl ♀ · Fukuoka ♂	67	113
V A 10	Fukuoka ♀ × Schneidemühl ♂	9	33
V A 27	Schneidemühl ♀ × Fukuoka ♂	15	20
V A 11	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	9	24
V A 17	Schneidemühl ♀ · Kumamoto ♂	55	93
V A 12	Kumamoto ♀ · Schneidemühl ♂	36	23
V A 18	Kumamoto ♀ × Schneidemühl ♂	27	25
V A 13	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	118	150
V A 15	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	4	26
V A 14	Hokkaido ♀ · Schneidemühl ♂	89	87
V A 18?	Hokkaido ♀ · Schneidemühl ♂	25	28
V A 19	Schneidemühl ♀ × Kyoto ♂	61	75
V A 25	Schneidemühl ♀ · Kyoto ♂	10	30
V A 20	Kyoto ♀ × Schneidemühl ♂	25	34(i)
V A 29	Fiume ♀ × Kumamoto ♂	2	3
V A 31	Fiume ♀ · Kumamoto ♂	3	5
V A 30	Kumamoto ♀ · Fiume ♂	42	27
V A 32	Kumamoto ♀ × Fiume ♂	12	11
V A 55	Hokkaido ♀ · Fiume ♂	85	59
V A 38	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	17	20
V A 54	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	4	20
V A 37	Kumamoto ♀ × Hokkaido ♂	23	34(i)
V A 43	Hokkaido ♀ · Fukuoka ♂	39	85
V A 52	Hokkaido ♀ × Fukuoka ♂	12	15
V A 44	Fukuoka ♀ × Hokkaido ♂	37	18(i)
V A 53	Hokkaido ♀ × Kyoto ♂	8	23
V B 30	Schneidemühl ♀ × Kumamoto ♂	23	40
V B 32	Schneidemühl ♀ · Kumamoto ♂	74	62
V B 31	Kumamoto ♀ · Schneidemühl ♂	16	15

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V B 33	Kumamoto ♀ × Schneidemühl ♂	28	35
V B 34	Schneidemühl ♀ × Fukuoka ♂	53	78
V B 42	Schneidemühl ♀ × Fukuoka ♂	51	86
V B 35	Fukuoka ♀ × Schneidemühl ♂	43	46
V B 38	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	57	55
V B 39	Hokkaido ♀ × Schneidemühl ♂	67	69
V B 40	Schneidemühl ♀ × Hokkaido ♂	100	100
V B 41	Hokkaido ♀ × Schneidemühl ♂	113	112
V B 43	Schneidemühl ♀ × Kyoto ♂	43	50
V B 45	Schneidemühl ♀ × Kyoto ♂	40	42
V B 50	Kumamoto ♀ × Hokkaido ♂	46	46
V B 51	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	54	85
V B 52	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	27	31
V B 57	Hokkaido ♀ × Kumamoto ♂	48	66
V B 55	Hokkaido ♀ × Fukuoka ♂	21	24
V B 56	Hokkaido ♀ × Fukuoka ♂	32	44
V B 58	Hokkaido ♀ × Kyoto ♂	62	70
W A 90	Massachusetts ♀ × Hokkaido ♂	10	16
W B 2	Fiume ♀ × Hokkaido ♂	7	9
W B 30	Stuttgart ♀ × Fiume ♂	17	14
W B 33	Fiume ♀ × Stuttgart ♂	81	71
W B 32	Fiume ♀ × Kumamoto ♂	15	52
W B 31	Kumamoto ♀ × Fiume ♂	18	14
W B 86	Fiume ♀ × Berlin ♂	15	14
W B 96	Berlin ♀ × Fiume ♂	22	27
W B 92	Stuttgart ♀ × Kumamoto ♂	6	7
W B 97	Stuttgart ♀ × Kumamoto ♂	27	54
W B 81	Hokkaido ♀ × Kyoto ♂	29	39
X B 7	Berlin ♀ × Kumamoto ♂	54	53
X B 13	Kumamoto ♀ × Berlin ♂	13	6
V B 15	Schneidemühl ♀ × Fiume ♂	32	45
	Summa	2178	2658

Es ist zu dieser Tabelle noch folgendes zu bemerken:

1. Manche der Kombinationen sind vielfach wiederholt, ohne daß das Resultat sich änderte. 2. Die Lokalität, in der gezüchtet wurde, hat keinen Einfluß: die A-Kulturen waren in Amerika, die B-Kulturen in München und Berlin gezüchtet worden. Das übereinstimmende Resultat der Wiederholungen bezieht sich nicht nur auf Kreuzungen mit Geschwisterindividuen. Bei den meisten Rassen waren vielmehr ursprünglich 2 oder 3 in der Natur gefundene Gelege gezüchtet worden. Die

Individuen der gleichen Rasse stammen daher vielfach von individuell verschiedenen Vorfahren ab. So sind etwa in den Kreuzungen Schneidemühl × Kumamoto zwei aus der Natur stammende Linien beiderseits vertreten, die in den Protokollen der Reinzuchten von Tokyo 1914 als Schneidemühl U 10 und U 11 und Kumamoto U 18 und U 24 figurieren.

C. Sämtliche starken Rassen, in irgend einer Richtung untereinander gekreuzt, ergeben niemals weibliche Intersexualität.

Dieser Satz wird von folgender Tabelle illustriert:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 41	Aomori ♀ × Gifu I ♂	29	41
V A 42	Gifu I ♀ × Aomori ♂	50	49
W B 88	Ogi ♀ × Japonica X ♂	42	46
X B 59	Japonica X ♀ × Aomori ♂	19	23
X B 60	Japonica X ♀ × Ogi ♂	49	45
	Summa	189	204

Eine Anzahl Zuchten dieser Art, die für eine andere Untersuchung dienten, wurden nicht völlig aufbewahrt und sind in den Protokollen als „alles normal“ verzeichnet.

D. Sämtliche Kreuzungen von Weibchen der starken Rassen mit Männchen der schwachen Rassen, also die reziproke F_1 der Intersexualitätskreuzungen, ergeben ausnahmslos normale Weibchen.

Die folgende Tabelle erläutert diese wichtige Tatsache:

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung	Weibchen	Männchen
d h 1912	Jap y ♀ × Rheinland ♂	51	40
T 18	Jap Br ♀ × Rheinland ♂	38	41
T 17	Jap Br ♀ × Rheinland ♂	60	55
V A 22	Aomori ♀ × Schneidemühl ♂	70	31
V A 34	Aomori ♀ × Fiume ♂	74	35
V A 24	Ogi ♀ × Schneidemühl ♂	45	29
V A 46	Ogi ♀ × Hokkaido ♂	42	54
V A 47	Ogi ♀ × Kumamoto ♂	4	17
V A 36	Gifu I ♀ × Fiume ♂	45	39

Bezeichnung der Zucht	Kreuzung				Weibchen	Männchen
V A 50	Gifu I	♀	×	Kumamoto ♂	17	33
V B 37	Ogi	♀	×	Schneidemühl ♂	87	86
V B 48	Gifu I	♀	×	Kumamoto ♂	12	20
W A 87	Aomori	♀	×	Massachusetts ♂	6	7
W A 91	Ogi	♀	×	Massachusetts ♂	12	18
W A 83	Gifu II	♀	×	Massachusetts ♂	10	15
W B 27	Aomori	♀	×	Stuttgart ♂	19	18
W B 14	Gifu II	♀	×	Fiume ♂	42	50
X B 3 a	Ogi	♀	×	Berlin ♂	10	5
X B 10	Ogi	♀	×	Berlin ♂	91	78
X B 58	Ogi	♀	×	Fiume ♂	50	48
X B 11	Gifu II	♀	×	Berlin ♂	62	69
M 13, 9	Tokyo	♀	×	Hokkaido ♂	130	117
M 15 (5 Zucht.)	Tokyo	♀	×	Hokkaido ♂	114	90
M 16 (12 „)	Tokyo	♀	×	Hokkaido ♂	386	246[1]
M 17 (4 „)	Tokyo	♀	×	Hokkaido ♂	287	241
M 18 (4 „)	Tokyo	♀	×	Hokkaido ♂	254	210[1]
Y B 14	Aomori	♀	×	Berlin ♂	55	39
				Summa	2073	1731

Es ist zu dieser Tabelle noch zu bemerken, daß die Kreuzung Aomori ♀ × Hokkaido ♂ niemals zustande kam, obwohl sie jährlich versucht wurde. Diese Kombination scheint demnach entwicklungsunfähig zu sein, während die reziproke Kreuzung stets gelingt. Es ist dies der einzige derartige Fall, der mir begegnet ist. Bei den Hokkaido-Kreuzungen kommen gelegentlich intersexuelle Männchen vor. Dies wird später besprochen werden.

E. In sämtlichen Kreuzungen von Weibchen der schwachen Rassen mit Männchen der starken Rassen besteht F_1 aus normalen Männchen und ausschließlich intersexuellen Weibchen[2]) der verschiedenen Stufen.

Wir geben im folgenden zunächst eine Schilderung der verschiedenen Zuchten dieser Art und lassen dann die Analyse der Befunde folgen. ♀ I bedeutet intersexuelle Weibchen.

[1]) Werden später bei männlicher Intersexualität nochmals erwähnt.

[2]) Die bemerkenswerten Ausnahmen von dem „ausschließlich" werden in der Einzelbeschreibung diskutiert.

a) Beginnende Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
1	V A 49	Kumamoto ♀ × Gifu II ♂[1])	24	11	1
2	V B 49	„ ♀ × „ II ♂	8	17	1

Diese Weibchen beginnender Intersexualität fallen im wesentlichen unter die Beschreibung des Typus, die früher gegeben wurde. Sie gehören zu dem Haupttypus der Intersexualität, unterscheiden sich aber von typischen Stücken dieses Typus dadurch, daß die Flügelfärbung nicht völlig männlich ist, sondern wesentlich heller, eigentlich nur eine leichte Verdunklung darstellt. In dieser Verdunklung erscheinen meist die so charakteristischen Spritzer weißer weiblicher Färbung. Nur Plusexemplare zeigen schon männliche Flügelfärbung. (Diskussion der Flügelfärbungsphänomene im physiologischen Teil.) Es sei bemerkt, daß die Kreuzung Kumamoto ♀ × Gifu II zu den Rassekombinationen gehört, die auch bei normalen Tieren leichte Flügelpigmentierung besitzen, die gar nichts mit Intersexualität zu tun hat. Die Antennen geben hier die entscheidende Auskunft.

Die fluktuierende Variation innerhalb der intersexuellen Weibchen ist nicht sehr groß. Ein Minus-Individuum ist ein normales Weibchen und ein Plus-Individuum zeigt bereits den nächsten Typus der schwachen Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen(?)
3	V A 48	Kumamoto ♀ × Ogi ♂	11	9	3

Einzelheiten wie bei den vorhergehenden. Die Minustiere gehen so unmerkbar ins Normale über, daß sie kaum zu klassifizieren sind.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
4	T 19	Japonica Br ♀ × Japonica X ♂	47	35	
5	T 23	„ Br ♀ × „ X ♂	11	19	1
		Summa	91	91	3—6

[1]) Über Gifu I und Gifu II s. später.

Diese Kombination, die später noch in anderem Zusammenhange diskutiert wird, gehört dem Normaltypus an. Die fruchtbaren intersexuellen Weibchen haben die männliche Flügelfärbung. Auch hier ist die fluktuierende Variation die gleiche wie vorher, wie das normale Minusindividuum in T 23 zeigt.

Dieser Typus der beginnenden Intersexualität ist für die Analyse der Genetik des Phänomens so wichtig, weil hier noch die intersexuellen Weibchen fruchtbar sind. Ein Vergleich der Figuren 1, 2 Taf. I und Fig. 1 Taf. I Bd. XI dieser Zeitschrift ist übrigens sehr lehrreich, weil er zeigt, wie leicht die Intersexualitätsstufen vor völliger Kenntnis des Phänomens verwechselt werden konnten und wurden. Es ist ja naheliegend, sich zunächst an die Flügelfärbung zu halten. Dann würden die Tiere von T 19 einen viel höheren Grad der Intersexualität darstellen als die von V 49. Wir wissen jetzt, daß dies irrig ist. Im entwicklungsphysiologischen Teil wird die Frage weiterhin diskutiert werden.

b) schwache Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
6	V A 26	Schneidemühl ♀ × Gifu I ♂	70	28	
7	V B 47	desgl.	22	9	
8	V A 21 × 31	desgl.	?	10[1])	
9	V A 51	Hokkaido ♀ × Gifu I ♂	66	15	
10	V B 60	Hokkaido ♀ × Gifu I ♂	34	12	2 (?)
		Summa	192	74	2 (?)

Die Weibchen hier entsprechen der Beschreibung für den Gifutypus b. Sie sind stets unfruchtbar. Innerhalb der Einzelzucht besteht eine nicht sehr große Variabilität.

Es ist bemerkenswert, daß die unter 6 und 8 aufgeführten Duplikate im Mittelwert ihrer Variabilität etwas verschieden sind. Die Abbildungen Fig. 18—23 und 25—28 Taf. II zeigen, daß Nr. 8 im Durchschnitt ein wenig mehr intersexuell ist als Nr. 6. Ebenso ist V B 60 weniger intersexuell wie V A 51. Wir werden der gleichen Erscheinung wieder begegnen. In V A 26 findet sich ein Minusindividuum, das sozusagen normal ist; ebenso 2 in V B 60. Typus der Antennen siehe Fig. 102—107 Taf. VI, der Kopulationsapparate Textfig. 36—38, Gonaden sichtlich normal.

[1]) In dieser Kultur, die als Kontrolle benutzt war, sind die ♂♂ nicht aufbewahrt und gezählt worden.

Es fällt in diesen Zuchten der außerordentlich hohe Prozentsatz von ♂♂ auf, der in so tadellos gediehenen Kulturen wie Nr. 6 und 9 kein Zufall sein kann. Das ist auch nicht der Fall. Es liegt vielmehr hier eine Besonderheit vor, die später genau analysiert werden wird. Hier sei schon vorausgenommen, daß sich die Rasse Gifu als eine heterozygote Rasse erwiesen hat, zwischen Gifu I und II.

c) mittlere Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen
11	W A 92	Massachusetts ♀ × Ogi ♂	24	16
12	X A 47	desgl.	15	7
13	X A 46	Massachusetts ♀ × Gifu II ♂	4	3[1])
14	V A 24 / 27	Kumamoto ♀ × Aomori ♂	♂♂	16[2])

Die Individuen entsprechen der früheren Beschreibung. Keines ist fruchtbar. Die fluktuierende Variabilität erstreckt sich von einigen Individuen, die als schwach intersexuell bezeichnet werden müssen, bis zu einigen, die an starke Intersexualität grenzen. Nr. 14 gehört dem oben beschriebenen Aomoritypus an und könnte auch schon zu starker Intersexualität gerechnet werden. Zu Nr. 13 ist zu bemerken, daß in zwei aufeinander folgenden Jahren die Zuchten nahezu völlig ausstarben; sie scheinen besonders empfindlich. Das Resultat ist aber durch später zu nennende F_2-Kulturen bestätigt. Zwei Weibchen sind schwach bis mittel J, eins praktisch normal. (Siehe später die Besprechung der Rasse Gifu.)

Die Resultate dieser Gruppen werden wesentlich ergänzt durch die später zu nennenden Mehrfachkreuzungen.

d) starke Intersexualität.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen
15	D 1911	dispar Rheinland ♀ × Japonica X ♂	alle normal	alle[3])
16	V A 35	Fiume ♀ × Gifu I ♂	57	14

[1]) Eines fast normal.

[2]) Die ♂♂ waren nicht aufbewahrt worden.

[3]) Konnten nicht mehr gezählt werden, die Zucht, von der einige Dutzend Weibchen-J. aufbewahrt sind, war sehr groß.

Die Individuen entsprechen der obigen Beschreibung und zwar 15 dem Normaltyp, 16 dem Gifutypus. Die fluktuierende Variation ist nicht unbeträchtlich. Minusindividuen können noch als mittel-intersexuell bezeichnet werden, während die Plusabweicher bereits höchstgradig intersexuell (= Männchenweibchen) sind. Nr. 15 steht etwas mehr nach der Plusseite als No. 16, welche nur ein Männchenweibchen enthält. Wegen des Überwiegens der Männchen in Nr. 16 siehe Bemerkung zu 6 und 9 S. 19, Abbildungen Taf. II Fig. 29—34.

e) Höchstgradige Intersexualität (Weibchenmännchen).

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Inters. Weibchen	Weibchen
17	T 14 a–e	Schlesien ♀ × Japonica X ♂	337	71	
18	V B 7	Schneidem. ♀ × Japonica X ♂	49	5	
19	V B 8	Fiume ♀ × Japonica X ♂	145	69	
20	W B 34	Stuttgart ♀ × Aomori ♂	34	1	
21	W B 87	Fiume ♀ × Aomori ♂	69	5	
22	X B 8	Berlin ♀ × Gifu II ♂	107	15	
23	Dd 1912	Schlesien ♀ × Japonica Y ♂	135	15	9
24	V B 14	Fiume ♀ × Japonica X ♂	116	39	1
		Summa	991	221	10

Die höchstgradig intersexuellen Weibchen oder Weibchenmännchen entsprechen obiger Beschreibung. Auch hier finden wir wieder eine fluktuierende Variation. Die Minusindividuen entsprechen den Plusindividuen der vorhergehenden Gruppe, während die Plusindividuen in die folgende Gruppe der völligen Geschlechtsumwandlung reichen, also Männchen sind. Wir müssen daher annehmen, daß, je geringer die relative Anzahl der Weibchenmännchen, umso mehr genetische Weibchen sind völlig in Männchen verwandelt, um so mehr nach der Plusseite liegt der Mittelwert der Variation. An dieser Tatsache kann nicht der geringste Zweifel herrschen, wie schon in einer früheren Publikation ausgeführt, da gerade diese Zuchten glänzende Kulturen ohne nennenswerte Sterblichkeit sind. Sie wird von neuem bewiesen durch die Zuchten Nr. 20, 21, 22. Wir werden später sehen, daß die Männchen der Rassen Aomori und Gifu II stets völlige Geschlechterumkehr bedingen, wenn mit europäischen Weibchen gekreuzt. Das Auftreten von Männchenweibchen in diesen Kombinationen ist also ein Grenzfall der Minusseite. Und gerade hier ist, wie dann zu erwarten, der Prozentsatz der Männchenweibchen besonders niedrig. Das Verhältnis der Männchenweibchen zu Männchen ist in den Zuchten, die

für diese Intersexualitätsstufen typisch sind, 1 : 9,8, 1 : 9, 1 : 4,75, 1 : 2,1, 1 : 7,1, 1 : 3. In den beiden als Minustypen zu betrachtenden Aomori-Kreuzungen jedoch 1 : 34,5 und 1 : 13,8.

In diesen Zuchten begegnen uns nun zum erstenmal die Fälle, in denen neben dem typischen Resultat vereinzelte normale Weibchen auftreten. In Nr. 24 ist es ein einziges, in Nr. 23 dagegen 9. Wir werden der gleichen Erscheinung in der nächsten Gruppe wieder begegnen. In den meisten Fällen handelt es sich stets um ein einziges Weibchen, welches unfehlbar als letztes Individuum der Zucht ausschlüpft. Das gleiche galt auch für den ungewöhnlichen Fall der neun „Extraweibchen" der Zucht 23. Aber auch die intersexuellen Weibchen dieser Zuchten erschienen als letzte Individuen. In dieser Gruppe treten die Extraweibchen somit im Zahlenverhältnis von 10 : 1212 oder 1 : 121,2 auf. Ihre Bedeutung kann aber erst diskutiert werden, wenn die Interpretation für die genetischen Resultate abgeleitet ist. In unserer Publikation (Goldschmidt und Poppelbaum) 1914 findet sich eine ganze farbenphotographische Tafel mit Weibchenmännchen.

Abbildungen der Kopulationsorgane und Gonaden in der gleichen Publikation, ferner hier Taf. VIII Fig. 142—144, Taf. X Fig. 158—160.

f) völlige Geschlechterumkehr.

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung		Männchen	Weibchen
25	V A 21	Schneidemühl ♀ × Aomori	♂	118	1
26	V A 28	desgl.		67	
27	V B 44	desgl.		70	1
28	V B 46	desgl.		88	
29	W A 97	desgl.		11	
30	V A 33	Fiume ♀ × Aomori	♂	87	
31	V A 40	Hokkaido ♀ × Aomori	♂	47	
32	V B 53	desgl.		15	
33	V B 59	desgl.		35	
34	X A 44	desgl.		46	
35	W B 83	Stuttgart ♀ × Aomori	♂	100	
36	X B 12	Berlin ♀ × Aomori	♂	118	
37	V A 23	Schneidemühl ♀ × Ogi	♂	31	
38	V B 36	desgl.		142	1
39	V A 45	Hokkaido ♀ × Ogi	♂	53	
40	V B 54	desgl.		23	1
41	V B 61	desgl.		116	
42	X B 57	Fiume ♀ × Ogi	♂	109	1
43	W B 48	Stuttgart ♀ × Ogi	♂	64	

Nr.	Bezeichnung	Kreuzung			Männchen	Weibchen
44	X B 9	Berlin	♀ × Ogi	♂	123	
45	V A 57	Hokkaido	♀ × Saitama	♂	36	
46	W B 85	Fiume	♀ × Gifu II	♂	73	1
47	M 13, 5	Hokkaido	♀ × Tokyo	♂	22	1
48	M 15, 19		desgl.		3	
49	M 15, 21		desgl.		4	
50	M 15, 22		desgl.		52	
51	M 15, 23		desgl.		8	
52	M 16, 30		desgl.		41	
53	M 16, 31		desgl.		39	
54	M 16, 33		desgl.		53	2
55	M 16, 34		desgl.		31	
56	M 16, 35		desgl.		50	
57	M 16, 36		desgl.		41	
58	M 17, 34		desgl.		29	
59	M 17, 35		desgl.		59	
60	M 17, 36		desgl.		22	
61	M 18, 64		desgl.		54	
62	M 18, 65		desgl.		55	
63	Df 1912	Schlesien	♀ × Japonica Y	♂	36	
64	De 1912		desgl.		7	
65	T 24		desgl.		9	
				Summa	2187	9

Das Verzeichnis zeigt, daß die letzte Stufe weiblicher Intersexualität, nämlich völlige Geschlechtsumkehr aller genetischen Weibchen in Männchen, erfolgt, wenn eine der europäischen Rassen, die wir benutzten, sowie die japanische Rasse Hokkaido mit Männchen der Rassen Aomori und Ogi, sowie Saitama, Tokyo und Gifu II gekreuzt werden. Eine besondere Rechtfertigung der Richtigkeit dieses Resultates bedarf es wohl nicht bei 38 Zuchten mit über 2000 Individuen. Dazu können ähnliche Zuchten addiert werden, die in der Zwischenzeit von anderen Autoren ausgeführt wurden. Um möglichen Einwänden zu begegnen, sei jedoch noch folgendes hinzugefügt:

1. In der Zucht V A 21 waren 126 Eier (das ganze Gelege) das Ausgangsmaterial. Nach der zweiten Häutung starb eine Raupe und nach der vierten Häutung zwei. Es sind noch vorhanden 118 Männchen und ein Weibchen. Die fehlenden Individuen sind irgendwie verloren. (Es wurden stets Raupen, die auf dem Tisch oder der Außenwand eines Glases gefunden wurden, getötet, wenn nicht mit absoluter Sicherheit

feststand, wie sie dahin gekommen waren: dadurch wurden in jeder Zucht ein paar Individuen verloren.)

2. Von der Zucht X A 44 waren 30 Raupen direkt nach dem Ausschlüpfen in Einzelgläsern isoliert worden. Nur eine starb, die anderen 29 entwickelten sich zu Männchen. Das gleiche war mit 20 Tieren von X B 57 geschehen. Resultat 16 Männchen.

3. Im Sommer 1916 wurden 5 Einzelgelege der Kreuzung Schneidemühl × Aomori aufgezogen und nach jeder Häutung eine ganze Zucht abgetötet und sämtliche Gonaden geschnitten. Es waren ausnahmslos Hoden.

Die obigen Zuchten zeigen fernerhin etwas, worauf schon in dem vorhergehenden Kapitel hingewiesen wurde. Die Männchen der Rasse Aomori bewirken in jeder Kombination mit europäischen Rassen die völlige Geschlechtsumkehr. Davon machen auch die Kombinationen Stuttgart resp. Fiume × Aomori keine Ausnahme. Im vorigen Abschnitt hatten wir aber Fälle jener Kombinationen verzeichnet, in denen ein paar Weibchenmännchen vorhanden waren, was eine kleine Fluktuation des Resultats darstellt, der wir schon früher begegnet waren.

Hier sei auch noch darauf hingewiesen, daß alle sogenannten „Weibchenmännchen" in den Zuchten als letzte Individuen schlüpfen. Sie sind ja fast ausnahmslos fortpflanzungsunfähig. Als Gegenstück dazu erwiesen sich die letzten ♂♂ aus den hier besprochenen Geschlechtsumwandlungszuchten auch meist als unfruchtbar.

Hier begegnen uns auch wieder die „Extraweibchen" und zwar sind es hier 9 ♀ : 2187 ♂ = 1 : 243, ein Verhältnis, das wohl richtiger ist als das durch einen Ausnahmefall beeinflußte des vorigen Abschnitts.

Wir haben bisher nun die intersexuellen Kombinationen nur aufgeführt, ohne im einzelnen die Gesetzmäßigkeiten zu betrachten, von denen die Erklärung des Phänomens auszugehen hat. Wir tun es wieder in der Form, daß wir die abzuleitenden Sätze voranstellen.

AA. Das Resultat einer bestimmten Kombination ist innerhalb gewisser Variationsgrenzen konstant.

Wo immer der gleiche Versuch mehrmals ausgeführt wurde, ergab er das gleiche Resultat. Von einer Beziehung zu äußeren Bedingungen kann dabei keine Rede sein, da ja die Versuche sich promiscue über drei Erdteile erstreckten. Dem Material, das obigen Satz beweist, sind außerdem alle weiterhin zu verzeichnenden F_2-usw.-Zuchten noch hinzuzufügen. Wir bemerken dazu, daß wir in vielen Fällen die Einzelzuchten nicht öfters wiederholen konnten, teils wegen des Umfangs der

Untersuchung, teils wegen der äußeren Verhältnisse. In erfreulicher Weise wird diese Lücke aber durch die M-Zuchten ergänzt, die sich zwar nur auf 2 Rassen beziehen (resp. 3), diese aber in außerordentlich zahlreichen Wiederholungen der Kreuzungen studierten.

BB. Wenn weibliche Intersexualität in F_1 erzielt wird, betrifft sie sämtliche Individuen, die genetisch Weibchen sein sollten.

Auf die Ausnahme der „Extraweibchen" ist bereits hingewiesen worden, auch auf die Fluktuation ins Normale hinein bei beginnender Intersexualität.

CC. Innerhalb einer Zucht (d. h. immer den Nachkommen eines Elternpaares) zeigen die intersexuellen Individuen eine gewisse Fluktuation um das Mittel herum, die zu den Grenzen der vorhergehenden oder nächstfolgenden Klasse führt.

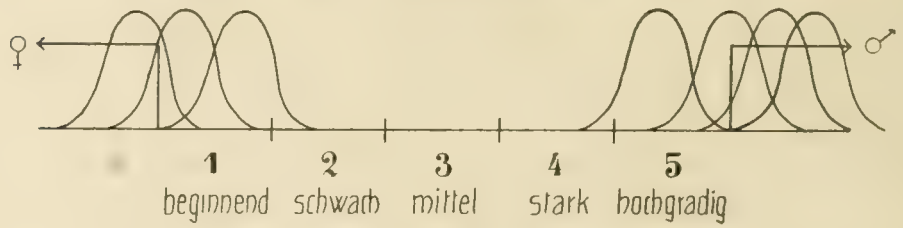


Fig. 2.

Dieser Satz wird durch die vorgehenden Daten wie die zugehörigen Abildungen demonstriert.

DD. Die extremen Fälle der Intersexualität, sowohl nach der weiblichen wie nach der männlichen Seite fluktuieren daher ins Normale hinüber.

Wenn wir uns die gegenseitigen Beziehungen der Intersexualitätsklassen klarmachen wollen, können wir die folgende graphische Darstellung benutzen (Textfig. 2).

Nahe dem linken Ende einer Geraden liegt die Grenze für Weiblichkeit. Alles links davon ist weiblich. Ebenso ist rechts die Grenze für Männlichkeit. Und dazwischen liegt die ansteigende Reihe der Intersexualität mit unsern 5 Klassen. Man liest bei dieser Darstellung ohne weiteres ab, daß, wo beginnende Intersexualität vorliegt, die Fluktuation ins Normale hinüberreichen kann, die Minusindividuen also normal sein können. Dies zeigen die bei beginnender Intersexualität aufgeführten Zuchten V A 48, V A 49, V B 49, T 23 mit vereinzelten

normalen Weibchen, nämlich eines auf 19, resp. 17, resp. 11, resp. 9 Intersexuelle. Im letzten Fall (V A 48) steht ein Fragezeichen hinter den 3 Weibchen, um anzudeuten, daß kaum zu entscheiden ist, ob sie gerade noch normal, oder aber schon intersexuell sind. Als besonders wichtig muß hier der bisher noch nicht erwähnte Grenzfall gelten, der bei Kreuzung der Weibchen der stärksten unter den schwachen Rassen, nämlich Kumamoto und Massachusetts mit den Männchen der schwächsten unter den starken Rassen, nämlich Gifu I, eintritt. Hier stehen die resultierenden Weibchen gerade auf der Grenze der Intersexualität. Bei oberflächlicher Untersuchung würde man sie für normal erklären. Aber das Studium der Antennen zeigt, daß einzelne bestimmte Fiedergruppen sich zu verlängern beginnen, wie später weiterhin besprochen werden wird, so das erste Zeichen von Intersexualität gebend. Die Intersexualitätskurve dieser Tiere steht also etwa genau zwischen normal und beginnender Intersexualität. Die Gruppe wurde bisher bei den F_1-Zuchten noch nicht besprochen, weil sie nur auf Umwegen erhalten werden konnte, wie im Kapitel über die Rasse Gifu nachzulesen ist.

Das entsprechende gilt für das rechte Ende der Reihe, wo in den betreffenden Zuchten das Verhältnis der Weibchen, die gerade noch intersexuell sind, und solcher, die schon völlig in Männchen verwandelt sind, schwankt, so die verschiedene Lage des Mittelwerts zeigend. Wenn wir der Einfachheit halber 50% der Individuen solcher Zuchten als genetische Weibchen rechnen, dann haben wir in einigen konkreten Fällen das Verhältnis von noch intersexuellen Minustieren zu schon in Männchen umgewandelten Plustieren folgendermaßen:

V B 8 — ♀ I : + ♂ = 1 : 1,5
V B 14 — ♀ I : + ♂ = 1 : 2
T 14 — ♀ I : + ♂ = 1 : 2,9
X B 8 — ♀ I : + ♂ = 1 : 4
Dd — ♀ I : + ♂ = 1 : 4,8
V B 7 — ♀ I : + ♂ = 1 : 5,4
W B 87 — ♀ I : + ♂ = 1 : 7,4
W B 34 — ♀ I : + ♂ = 1 : 17

Dies entspricht natürlich den schematischen Kurven der Figur.

EE. Die Konstanz des Resultats schließt nicht aus, daß kleine Variationen des Mittelwerts der Intersexualität bei mehreren Zuchten derselben Kombination (auch bei Verwendung von Geschwistern) vorkommen.

Als Beispiel diene die Kombination Schneidemühl × Gifu, bei der die Variationskurve bei den Geschwisterzuchten V A 26, V B 47 und V A 21 × 31 so standen, wie die folgende Figur 3 zeigt.

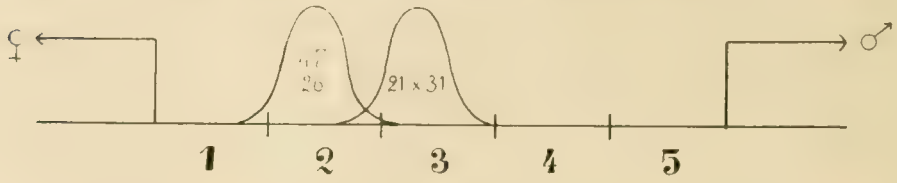


Fig. 3.

Ein analoges Beispiel vom Plusende der Kurve sind die Zuchten Fiume × Aomori V A 33 und W B 87 oder Stuttgart × Aomori W B 83 und W B 34, die das folgende Schema illustriert.

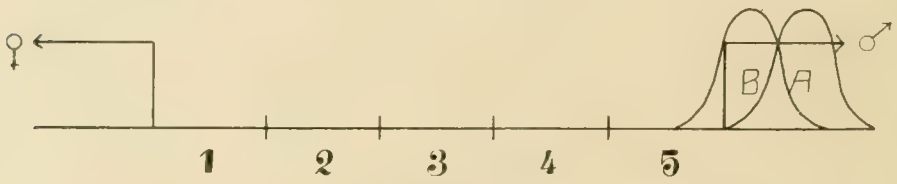


Fig. 4.

FF. Ein und dieselbe Rasse von Weibchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Männchen gekreuzt, typisch verschiedene Resultate in F_1, die es erlauben, eine Serie der Männchen in bezug auf ihre Intersexualität produzierende „Stärke" aufzustellen.

Diese fundamental wichtige Tatsache geht ohne weiteres aus dem geschilderten Material hervor. Wir stellen sie im folgenden der Kürze halber in der vorher benutzten graphischen Darstellungsweise zusammen.

1. Weibchen Schneidemühl mit Männchen Gifu I, II, Japonica X, Ogi und Aomori.

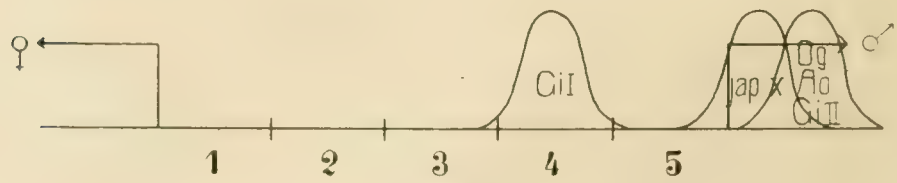


Fig. 5.

2. Weibchen Fiume mit Männchen Gifu I, II, Japonica X, Ogi und Aomori.

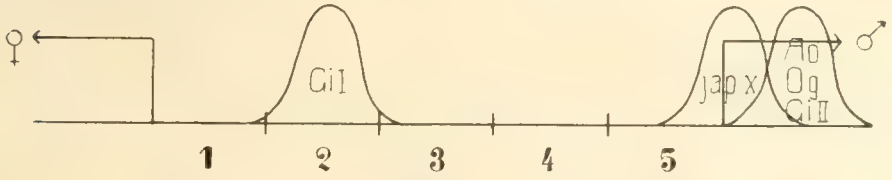


Fig. 6.

3. Weibchen Kumamoto mit Männchen Gifu I, Ogi und Aomori.

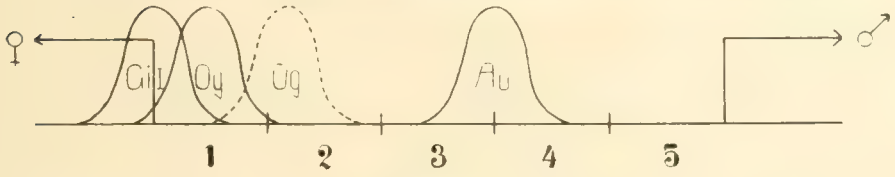


Fig. 7.

Es ist hier zu bemerken, daß die Kreuzung Kumamoto · Ogi nach allen anderen Resultaten nicht so schwach sein sollte, wie die einzige Kultur zeigt, die aus äußeren Gründen bis jetzt nicht wiederholt werden konnte[1]). Tatsächlich steht das einzige F_2-Individuum, das wir besitzen, an der erwarteten Stelle. (Die punktierte Kurve.) Die vorliegende Zucht ist also wahrscheinlich zufällig eine Minuskultur. Die Kombination Kumamoto × Gifu I wurde hier zugefügt, obwohl sie nicht als F_1-Zucht existiert, sondern erst wieder aus den Tripelkreuzungen gewonnen werden konnte, wie später gezeigt wird. Sie steht gerade an der Grenze von Normalität und Intersexualität. Dies ist der wichtige Grenzfall der Kreuzung der stärksten unter den schwachen Weibchen mit den schwächsten unter den starken Männchen, der vorher besprochen wurde.

4. Weibchen Massachusetts mit Männchen Gifu I, Gifu II, Ogi und Aomori.

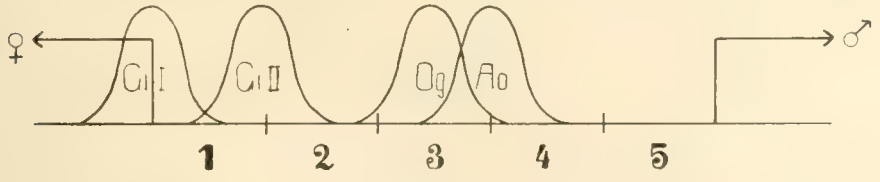


Fig. 8.

[1]) In diesem Jahre, 1920, erhalten wir sie endlich wieder.

Hierzu sei bemerkt, daß wir uns erlaubt haben, den Typus Massuchusetts × Gifu I hier einzusetzen (wie bei der vorigen Zucht), obwohl er aus später zu erörternden Gründen nicht in den F_1-Zuchten erhalten werden kann. Wir werden ihm bei den „Tripelkreuzungen" begegnen. Auch hier liegt der „Grenzfall" vor.

5. Hokkaido Weibchen mit Männchen Gifu I, II, Ogi, Aomori.

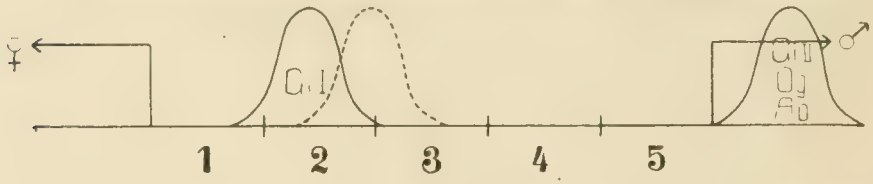


Fig. 9.

Diese Beispiele zeigen, daß, — wenn wir weiterhin noch die nichts vindizierende Bezeichnung „schwach" und „stark" benutzen — Gifu I die schwächste der untersuchten „starken" Rassen ist, dann Gifu II, Japonica X, Ogi und Aomori folgen, letztere sich stets als die stärkste erweisend. Sie zeigen ferner, daß Rassen wie Ogi, Aomori und Gifu II, die in gewissen Fällen alle völlige Geschlechtsumkehr bedingen und daher in ihrer Stärke gleich erscheinen, (mit Schneidemühl, Fiume, Hokkaido), sich in anderen Kombinationen als verschieden erweisen (mit Massachusetts und Kumamoto). Man könnte daraus schließen, daß es auch unter den reinen Männchen — wenigstens den aus Geschlechtsumkehr entstandenen — verschiedene Stufen von mehr oder weniger Männlichkeit gibt.

GG. Ein und dieselbe Rasse von Männchen ergibt, wenn mit verschiedenen Rassen von Weibchen gekreuzt, verschiedene Resultate in F_1, die es erlauben, eine Serie von Weibchen in bezug auf ihre bei der Produktion von Intersexualität beteiligte „Schwäche" aufzustellen.

Dieser Satz geht bereits aus den Beispielen des vorigen Abschnitts hervor. Er ist in entsprechender Weise im folgenden illustriert.

1. Männchen Gifu I befruchten Weibchen der Rassen Kumamoto, Massachusetts, Hokkaido, Schneidemühl, Fiume.

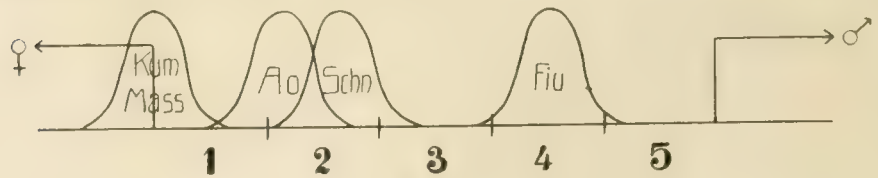


Fig. 10.

2. Männchen Gifu II befruchten Weibchen der Rassen Kumamoto, Massachusetts, Berlin, Fiume.

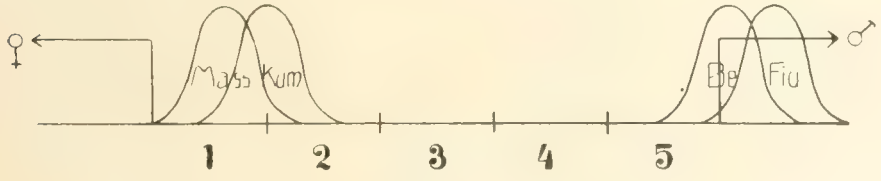
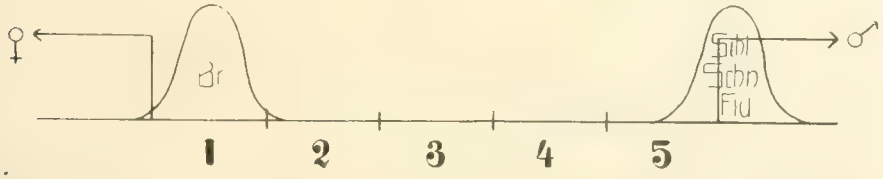


Fig. 11.

Für die Kombination Kumamoto ♀ Gifu II gilt dabei das oben (FF 4) für Massachusetts × Gifu I Gesagte.

3. Männchen Japonica X befruchten Weibchen Japonica Br, Schlesien, Schneidemühl, Fiume.



Pig. 12.

4. Männchen Japonica Y befruchten Weibchen Rheinland, Schlesien.

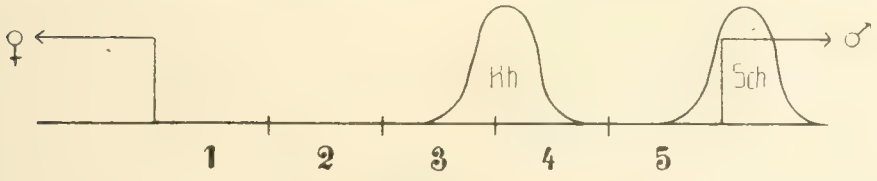


Fig. 13.

5. Männchen Ogi befruchten Weibchen Kumamoto, Massachusetts, Schneidemühl, Fiume, Hokkaido, Stuttgart, Berlin.

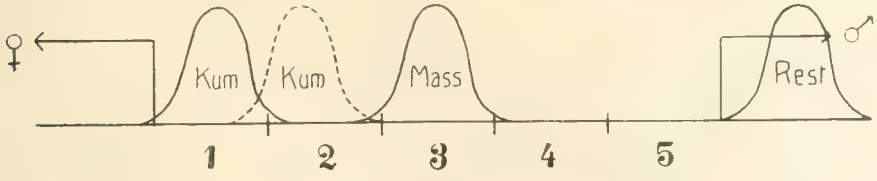


Fig. 14.

6. Männchen Aomori befruchten Weibchen Kumamoto, Massachusetts, Schneidemühl, Fiume, Hokkaido, Stuttgart, Berlin.

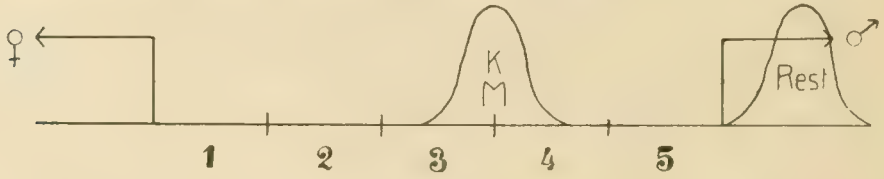


Fig. 15.

Diese Beispiele zeigen also, daß es auch unter den „schwachen" Weibchen eine Serie verschiedener Schwäche gibt. Am schwächsten ist Fiume, dann folgen Schneidemühl und Hokkaido und am stärksten sind Massachusetts und Kumamoto. Rheinland dürfte zwischen Hokkaido und Massachusetts stehen und die anderen deutschen Rassen bei Schneidemühl.

Es sei im voraus bemerkt, daß alle Resultate der F_2- usw.-Kreuzungen mit den Aufstellungen dieses wie des vorigen Paragraphen übereinstimmen und daß die Analyse der männlichen Intersexualität uns weitere erstaunliche Beweise bringen wird.

HH. Die so gewonnene Kenntnis der relativen „Stärke" der Rassen läßt sich an „Intersexualitätsgleichungen" prüfen, die ein besonders wichtiges Glied in der Ableitung einer Interpretation der Tatsachen bilden.

Leider können wir diesen wichtigen Punkt nicht so erschöpfend illustrieren als wir möchten. Es sind daran die äußeren Verhältnisse Schuld, unter denen die Arbeit ausgeführt wurde, die es mit sich brachten, daß meine Rassen Kumamoto, Japonica Br, X und Y durch einige tausend Meilen Ozean von mir getrennt waren. Die betreffenden Kombinationen nachzuholen, wo es noch möglich ist, wird die wichtigste Ergänzung sein, die wir zu dieser Arbeit liefern müssen.

Betrachten wir einmal die Kombinationen der Rassen Fiume und Kumamoto (also der schwächsten und stärksten der Schwachen) einerseits, mit Gifu I, II, Aomori anderseits (also den schwächsten und stärksten der Starken), so ist das Resultat, graphisch dargestellt, das folgende:

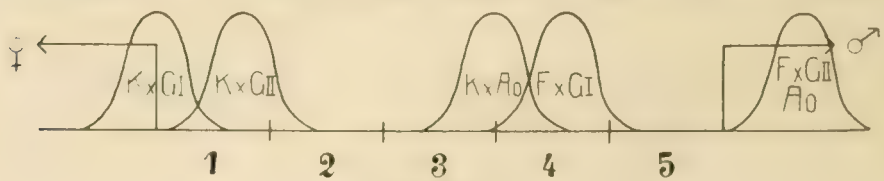


Fig. 16.

Dies zeigt eine Intersexualitätsgleichung: Wenn Kumamoto ♂ Gifu I = Übergang zur Intersexualität, Kumamoto ♂ Gifu II = beginnende Intersexualität ergibt, und Kum. Aom. mittlere, so muß, wenn Fiume ♂ Gifu I starke Intersexualität ergibt, Fiume × Gifu II und Aomori völlige Geschlechtsumwandlung bedingen.

Eine ähnliche Gleichung könnte man mit den Kombinationen Schneidemühl, Massachusetts, Gifu I, Aomori aufstellen, nämlich:

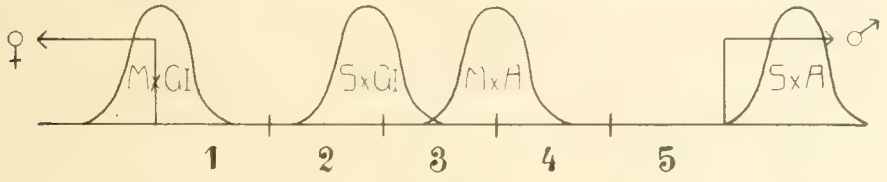


Fig. 17.

Eine andere Form solcher Gleichungen könnte man folgendermaßen aufstellen: Wenn Kumamoto · Gifu I Intersexualität gerade an der Grenze von Typ a ergibt und Massachusetts ♂ Gifu I das gleiche Resultat, dann sollten auch Kumamoto und Massachusetts · Aomori ein identisches Resultat ergeben, nämlich mittlere Intersexualität, was auch der Fall ist. Das gleiche kann aufgestellt werden für Hokkaido und Schneidemühl × Gifu I, Aomori, Japonica X.

Oder wieder in anderer Form, wenn eine Reihe ansteigender Intersexualität erzielt wird in der Kombination Kumamoto Weibchen mit Gifu I, Gifu II, Aomori Männchen, dann muß eine parallele Reihe zustande kommen bei Massachusetts Weibchen mit den gleichen Männchen, was zutrifft.

Wenn wir nun aus all dem Vorhergehenden den allgemeinsten Schluß ziehen wollen, so lautet er:

JJ. Weibliche Intersexualität kommt zustande, wenn Weibchen einer schwachen Rasse mit Männchen einer starken Rasse gekreuzt werden. Der spezifische Grad der Intersexualität einer gegebenen Kreuzung ist eine Funktion zweier Variabeln, nämlich des Grades der „Schwäche" und des Grades der „Stärke" der beiden involvierten Rassen.

Diese Schlußfolgerungen sind von größter Wichtigkeit für die Lösung des Problems, denn sie drücken bereits in allgemeiner Form aus, daß an der Produktion der Intersexualität zwei unabhängig variable Komplexe beteiligt sind, die wir zunächst ganz all-

gemein als die Schwäche der Mütter und die Stärke der Väter bezeichnet haben. Und sie besagen ferner, daß das Entscheidende eine quantitative Relation der beiden Variabeln ist.

Die nächste Aufgabe ist es nun, zu finden, was die Ausdrücke Stärke und Schwäche bedeuten. Dies ist ein doppeltes Problem, ein genetisches und ein physiologisches. Wir bleiben zunächst bei ersterem, d. h., wir versuchen, festzustellen, in welcher Weise das, was wir Stärke und Schwäche der Rassen nannten, vererbt wird. Erst dann können wir die Beziehung zu dem bekannten Erbmechanismus des Geschlechts herstellen.

II. Genetische Analyse von „Schwäche" und „Stärke" in weiteren Generationen.

Das, was wir als Stärke der starken Rassen bezeichnet haben, ist ein Zustand der mendelnden Geschlechtsfaktoren, in denen das männliche Geschlecht homozygot, das weibliche heterozygot ist. Das, was wir als Schwäche der schwachen Rassen bezeichnet haben, ist ein Zustand der Eier, der rein mütterlich, also stets von Mutter auf Ei vererbt wird. Wenn wir das gleiche cytologisch ausdrücken, sagen wir, daß die „Stärke" dem Verteilungsmodus der X-Chromosomen folgt, ♂ = xx, ♀ = xy und daß die „Schwäche" entweder protoplasmatisch oder im Y-Chromosom vererbt wird.

Bevor wir diesen Satz beweisen, wollen wir die im folgenden benutzte Nomenklatur einführen, die benötigt ist, um langatmige Erklärungen zu sparen. Wir bezeichnen die Rassen mit ihrer ersten Silbe, also Kum = Kumamoto, Hok = Hokkaido, Schnei = Schneidemühl usw. In jeder Kombination trennen wir Vater und Mutter durch das Zeichen ×. Die Mutter steht stets an erster Stelle, so daß in jeder noch so komplizierten Formel der erste Name die protoplasmatische Beschaffenheit (oder Y-Chromosom) (Mutter, mütterliche Großmutter usw.) angibt. Ist einer der Eltern oder beide selbst ein Bastard, so ist seine Kombination nach dem gleichen Prinzip bezeichnet und von einer Klammer umgeben. Sind Vater und Mutter genetisch identisch, dann werden nicht beide Formeln ausgeschrieben, sondern die Potenzzahlen zugefügt. Es bedeuten also:

Kum × Hok = F_1 aus Kumamoto ♀ mit Hokkaido ♂
(Kum × Hok)^2 = F_2 der gleichen Kombination.

(Kum × Hok) × (Hok × Kum) = die doppelt reziproke F_2 der ersten Kreuzung.

$[(Kum \times Hok) \times (Hok \times Kum)]^2$ = F_3 aus Inzucht der doppelt reziproken F_2.

A. Ebenso wie F_1 sind auch alle Rückkreuzungen, F_2 usw. von schwachen Rassen inter se und ebenso starken Rassen inter se normal in bezug auf die Weibchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
Y B 7	(Kum × Berl)^2	30	28 (i)
Y B 8	„ „	14	13
Y B 9	„ „	34	36
Y B 10	„ „	19	20
Y B 55	(Jap X × Aom)^2	3	2
Y B 56	„ „	63	56
Y B 57	(Jap X × Ogi)^2	20	24
Y B 58	„ „	49	35
U b	(Schles × Jap Br) × (Jap Br × Schles)	68	62
U c	(Jap Br × Schles) × (Schles × Jap Br)	5	8
U d	(Jap Br × Schles)^2	93	95
X B 61	(Schnei × Jap Br)^2	35	33
X B 63	(Schnei × Jap Br)^3	15	47
X B 17	(Fiu × Kum) × Kum	25	42
X B 18	Fiu × (Fiu × Kum)	17	24
X B 25	Kum × (Kum × Fiu)	38	36
X B 26	Kum × (Fiu × Kum)	38	38
X B 29	(Kum × Fiu) × Fiu	71	55
X B 33	(Fiu × Kum) × Fiu	90	64
W A 33	(Fiu × Kum)^2	1	2
X B 43	(Fiu × Kum)^3	69	62
X B 39	(Kum × Fiu)^2	40	43
X B 19	Fiu × (Fiu × Sfutt)	77	60
X B 28	(Fiu × Stutt) × Fiu	49	49
X B 37	(Stutt × Fiu)^2	42	42
X B 40	(Fiu × Stutt)^2	90	84
X B 35	(Fiu × Hok) × Hok	33	7 (i)
X B 36	(Fiu × Hok)^2	15	6 (i)
W B 82	(Schnei × Hok)^2	24	21
W A 10	(Schnei × Hok)^2	1	2
W A 17	(Hok × Schnei)^2	18	15
W A 18	(Schnei × Hok) × (Hok × Schnei)	2	3
W A 19	(Hok × Schnei) × (Schnei × Hok)	8	7
W A 24	(Schnei × Kyo)^2	2	7
W A 25	(Kyo × Schnei)^2	1	1
W A 27	(Kyo × Schnei) × (Schnei × Kyo)	8	13 (i)

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 8	(Schnei × Fuk)²	1	5
W A 10	(Schnei × Fuk) × (Fuk × Schnei)	3	2
W A 11	(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)	5	2
W A 12	(Schnei × Kum)²	2	1
W A 20	(Schnei × Kum)²	15	19
W A 21	(Kum × Schnei)²	4	11
W A 23	(Kum × Schnei) × (Schnei × Kum)	5	8
W A 41	(Hok × Kum)²	4	12
W A 44	(Ao × Gi)²	2	6
W A 45	(Gi × Ao)²	5	18
W A 46	(Ao × Gi) × (Gi × Ao)	1	10
Y B 15	(Berl × Kum) × Berl	84	53
Y B 16	Berl × (Berl × Kum)	77	82
Y B 17	(Berl × Kum) × Kum	18	29
Y B 18	(Kum × Berl) × Berl	20	18
Y B 19	Berl × (Kum × Berl)	60	84
Y B 20	(Kum × Berl) × Kum	16	15
	Summa	1529	1517

Die vorstehende Liste enthält natürlich nicht alle denkbaren Kombinationen, aber die meisten, die für die Gesamtinterpretation wichtig sind. Am wichtigsten ist dabei die Kombination der schwächsten schwachen Rasse Fiume mit der stärksten schwachen Kumamoto, von der nahezu alle denkbaren Kombinationen vorliegen, ebenso Berlin mit Kumamoto. Ein i bei den Männchen bedeutet, daß männliche Intersexualität im Spiel ist (s. später).

B. Sämtliche F_2-Zuchten der Kreuzung starke Weibchen × schwache Männchen (also der reziproken der Intersexualität reproduzierenden), ergeben ausschließlich normale Weibchen.

(Schema: (stark × schwach)² und (stark × schwach) × (schwach × stark).

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
T 7	(Jap Y × Schles)²	108	77 (i)
T 4	(Jap Y × Schles) × (Schles × Jap Y)	96	87 (i)
X B 38	(Ao × Stutt)²	56	59 (i)
W A 28	Ao × Schnei²	4	18 (i)
W A 30	(Ao × Schnei) × (Schnei × Ao)	2	2 (i)
W A 31	(Ogi × Schnei)²	5	10 (i)

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 32	(Ogi × Schnei) × (Schnei × Ogi)	2	4
W A 38	(Gi I × Fiu)^2	6	14
W A 39	(Gi I × Fiu) × (Fiu × Gi I)	4	1
W A 52	(Ogi × Hok)^2	12	7
W A 53	(Ogi × Hok) × (Hok × Ogi)	5	4
X A 21	(Ogi × Mass) × (Mass × Ogi)	4	1
X B 41	(Gi × Fiu)^2	52	20 (i)
M 14 (5 Zuchten)	(Tok × Hok)^2	173	96
M 16 (7 Zuchten)	„ „	110	25
M 17 (8 Zuchten)	„ „	357	98 (i)
M 18 (6 Zuchten)	„ „	448	140
M 14 (3 Zuchten)	(Tok × Hok) × (Hok × Tok)	167	74
M 16 (6 Zuchten)	„ „ „ „	126	45
M 17 (11 Zuchten)	„ „ „ „	572	256 (i)
M 18 (2 Zuchten)	„ „ „ „	41	15
Y B 11	(Gi II × Berl)^2	42	57 (i)
Y B 12	(Ogi × Berl)^2	37	39 (i)
Y B 13	„ „	10	9 (i)
Y B 53	(Ogi × Fiu)^2	11	5
Y B 54	„ „	35	20 (i)
	Summa	2485	1183

XB. Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß dieses überaus wichtige Resultat in unserer ersten Veröffentlichung (1912) falsch dargestellt ist. Wir gaben dort ebenfalls Intersexualität für diese Kreuzungen an, weil wir normale Weibchen mit etwas Pigment auf den Flügeln für intersexuell hielten. Das Auftreten intersexueller Männchen wie der auffallende Weibchenüberschuß wird erst bei der männlichen Intersexualität besprochen.

C. In F_3 usw.-Zuchten aus solchen F_2, deren ursprüngliche Bastardmutter der starken Rasse angehörte, bleiben die Weibchen normal und weibliche Intersexualität ist dauernd ausgeschlossen. [Schema (stark × schwach)^n.]

Aus der oben aufgeführten Kreuzung T 7 (Jap Y · Schles.)^2 wurde jährlich eine neue Inzuchtgeneration gezogen in mehreren Einzelzuchten, in denen nie ein intersexuelles Weibchen auftrat. In der folgenden Tabelle haben wir die Einzelzuchten jeder Generation addiert; die Zahl der Einzelzuchten garantiert, daß unbewußte Selektion ausgeschlossen ist. Das gleiche gilt für die M-Kreuzungen der Tokyo- und Hokkaidorasse.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F_2	T 7 (Jap ⩚ Schles)[2]	108	77 (i)
F_3	U_1, U_2, U_3, U_4, U_6 (Jap Y × Schles)[3]	54	33 (i)
F_4	V B 11 (Jap Y ⩚ Schles)[4]	19	38
F_5	WB 43, 44, 45, 47 (Jap Y × Schles)[5]	126	98 (i)
F_6	XB 46, 47, 48, 49, 50, 51, 53 (Jap Y × Schles[6]	170	124 (i)
F_7	YB 38—42 (Jap Y × Schles)[7]	167	97 (i)
F_8	ZB 14, 15, 17 (Jap Y × Schles)[8]	180	127 (i)
F_3	M (Tok ⩚ Hok)[3]	785	491
F_4	M (Tok ⩚ Hok)[4]	224	94
F_5	M (Tok ⩚ Hok)[5]	61	39
F_6	M (Tok ⩚ Hok)[6]	12	16
	Summa	1906	1234

D. In allen Rückkreuzungen mit F_1-Bastarden zwischen starken Müttern und schwachen Vätern erscheinen nur normale Weibchen, wenn dieser Bastard als Mutter verwendet wird, also wenn, wie in den vorgehenden F_n die mütterliche Linie (erstes Wort der Formel!) der starken Rasse angehört. [Schema (stark × schwach) × stark und (stark × schwach × schwach.]

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 15	(Ao × Stutt) ⩚ Ao	68	86
X B 14	(Ao × Stutt) × Stutt	63	39
X B 32	(Gi II ⩚ Fiu) ⩚ Fiu	53	—
W A 71	(Gi × Fiu) × Gi	1	2
W B 16	(Gi × Kum) × Gi	38	41
M 14—18	(Tok ⩚ Hok) ⩚ Hok	362	27
M 14—18	(Tok × Hok) × Tok	130	62
Y B 22	(Gi II × Berl) × Berl	25	42 (i)
Y B 26	(Ogi × Berl) × Berl	29	44 (i)
Y B 28	(Ogi × Berl) × Ogi	45	48
	Summa	814	391

Diese Kombinationen müssen in den nächsten Jahren mehr vervollständigt werden. Das Fehlen von Männchen in X B 32 wird später erklärt, ebenso wie die Einzelheiten der fast nur Weibchen enthaltenden Hokkaido-Rückkreuzung.

E. Wenn der Bastard stark ♀ × schwach ♂ als Vater einer Rückkreuzung dient, sind die resultierenden Weibchen normal, falls die Mutter der starken Rasse angehört. [Schema: stark × (stark × schwach).]

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 21	Ao × (Ao × Schnei)	43	31
W B 23	Gi × (Gi × Kum)	1	3
M 16	Tok × (Tok × Hok)	70	56
Y B 29	Ogi × (Ogi × Berl)	34	49
	Summa	148	139

Auch diese Gruppe soll ergänzt werden.

F. Wenn Nachkommenschaft von noch fruchtbaren intersexuellen Weibchen der Kreuzung schwach ♀ × stark ♂ erhalten werden kann, spalten in F_2 die Weibchen in $^1/_2$ normale, $^1/_2$ intersexuelle. [Schema: (schwach × stark)^2.] Die intersexuellen Weibchen sind von gleichem Typus wie die F_1-Weibchen.

U k (Jap Br × jap Y)^2	52 ♀	58 ♀ I	120 ♂
W B 89 (Kum × Gif)^2	2 ♀	2 ♀ I	8 ♂
1911,4 (dispar × jap)^2	31 ♀	24 ♀ I	41 ♂
	Sa. 85 ♀	84 ♀ I	169 ♂

Diese wichtigen Zuchten sind besonders schwierig zu erhalten, da nur in wenigen Kombinationen fruchtbare intersexuelle Weibchen auftreten. Die zahlreichen Zuchten dieser Art, die 1915 angesetzt waren, wurden 1916 völlig von der Flacherie vernichtet und ihre Wiederholung in großer Zahl fiel 1918 dem Krieg zum Opfer. Neues Material ist in Vorbereitung. Wir werden später bei Besprechung der vermeintlichen Inzuchtsintersexualität noch eine Reihe von Zuchten kennen lernen, die hierher gehören. Diese Zuchten werden weiterhin zeigen, daß 1) in F_3 usw. sich die Nachkommenschaft von normalen und intersexuellen Weibchen völlig gleich verhält. 2) F_3 usw. entweder aus lauter intersexuellen Weibchen bestehen kann oder nur $^1/_2$ ♀ I und $^1/_2$ ♀. 3) von F_4 ab auch Zuchten mit nur normalen Weibchen erscheinen können.

In sämtlichen beobachteten Fällen war der Intersexualitätstypus späterer Generationen der gleiche wie in F_1.

Die später zu besprechenden Tripel-usw.-Kreuzungen gehören ebenfalls hierher und ergänzen und bestätigen ebenfalls obiges Resultat.

G. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich der starken väterlichen Rasse gegenüber wie normale Weibchen, d. h. die Nachkommenschaft enthält nur intersexuelle Weibchen vom gleichen Typus. [Schema: (schwach · stark) × stark.]

Nur eine fast ausgestorbene Zucht genau dieser Art liegt bis jetzt vor, weitere sind aber in Vorbereitung.

W A 76 (Kum · Ogi) · Ogi 1 ♀ I 3 ♂

Sie wird aber völlig bestätigt durch die folgende Kreuzung, bei der das zur Rückkreuzung verwandte Männchen einer anderen starken Rasse angehört. (Die Erklärung der Zucht folgt bei Inzuchtsintersexualität.)

T 29 (inters. ♀ Jap · Br) · Jap X 20 ♀ I 11 ♂
(1 ♀ ist wohl normal)

NB. Für diese Gruppe findet sich in unserer Arbeit 1912 die gleiche verdächtige Angabe wie für Gruppe B_1 (nämlich Weibchen halb normal, halb intersexuell). Es dürfte das gleiche, mehrmals erwähnte Mißverständnis vorliegen; wir haben erst seitdem gelernt, die ersten beginnenden Stufen von Intersexualität zu unterscheiden.

H. Intersexuelle Weibchen von F_1 verhalten sich in der Rückkreuzung mit der schwachen Elternrasse wie normale Weibchen, d. h. sie geben normale Nachkommenschaft. [Schema: (schwach × stark) × schwach.]

Auch diese Kombinationen gehören größtenteils zu den Opfern der Epidemie von 1916. Es liegen nur vor:

1911,5 alle Weibchen normal (Zahlenangaben fehlen, aber diese Zuchten waren alle beträchtlich groß.)

W B 26 (Kum · Gi) × Kum 4 9 ♂

Diese Zuchten werden aber, wie in der vorigen Gruppe, ergänzt durch Rückkreuzungen der intersexuellen Japonica Br-Weibchen mit schwachen Männchen Schlesien (s. wieder das Kapitel über Inzuchtsintersexualität).

T 18 (Inters. Weibch. Japonica Br) × Schles. 38 ♀ 41 ♂

Auch diese Gruppe hoffen wir zu ergänzen.

I. F_1-Männchen, welche Brüder der intersexuellen Weibchen sind, erzeugen, wenn mit Weibchen der starken Elternrasse rückgekreuzt, ausschließlich normale Nachkommenschaft. [Schema: stark × (schwach × stark).

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
T 11	Jap Y × (Schles × Jap Y)	33	28
W B 3	Ao × (Schnei × Ao)	19	26
W B 4	Ao × (Schnei × Ao)	54	46
W A 63	Ao × (Schnei × Ao)	4	5
Y B 31	Ao × (Berl × Ao)	68	35[1]
W B 9	Ao × (Hok × Ao)	46	11[1]
W B 11	Ao × (Hok × Ao)	26	39
M 16, 17	Tok × (Hok × Tok)	258	223
W B 68	Ao × (Fiu × Ao)	5	1[1]
X B 31	Ao × (Fiu × Ao)	55	41
Y B 25	Ogi × (Berl × Ogi)	65	75
W B 10	Ogi × (Hok × Ogi)	12	19
W B 18	Ogi × (Hok × Ogi)	42	48
Y B 62	Ogi × (Fiu × Ogi)	35	37
W A 67	Gif × (Schnei × Gif)	12	18
W B 74	Jap X × (Fiu × Jap X)	29	22
W B 75	Jap X × (Fiu × Jap X)	29	17[1]
	Sa.	792	691

Wenn wir die mit einer [1]) bezeichneten Kulturen auslassen, deren großer Weibchenüberschuß uns später beschäftigen wird, haben wir hier insgesamt 611 Weibchen : 600 Männchen, also nahezu ein Verhältnis von 1 : 1.

K. F_1-Männchen, welche Brüder der intersexuellen Weibchen sind, erzeugen, wenn mit Weibchen der schwachen Elternrasse rückgekreuzt, 50% normale und 50% intersexuelle Weibchen. [Schema: schwach × (schwach × stark).]

Aus äußeren Gründen besitzen wir bis jetzt diese Zuchten nur von den höchsten Intersexualitätsstufen, die allerdings besonders beweisend sind. Wir werden später aber bei den Tripelkreuzungen die gleichen Befunde auf Umwegen für die niederen Stufen erhalten und ergänzendes Material für sie ist jetzt wieder in Vorbereitung. Für das Verständnis des Resultats ist eine Vorbemerkung nötig. Die starken Rassen, die in den folgenden Kreuzungen involviert sind, sind solche, die mit den betreffenden schwachen Müttern F_1-Weibchen mit völliger Geschlechtsumkehr erzeugen, also 100% Männchen, oder solche, die einen gewissen Bruchteil „Männchenweibchen" ($\frac{\sigma}{+}$) und einen Überschuß an Männchen bedingen, von denen ein Teil ebenfalls genetisch Weibchen sind. Wenn nun bei der letzteren Rückkreuzung die obengenannte

[1]) Diese Zucht wird später nochmals besprochen.

Spaltung eintritt, dann muß in den Männchenweibchen produzierenden Kombinationen das Resultat sein: ($\overset{\sigma}{+}$ = Männchenweibchen)

$\underbrace{{}^1/_4 \text{ Weibchen}, {}^1/_4 \overset{\sigma}{+} + \sigma}_{\text{genetisch Weibchen}} \cdot \underbrace{{}^2/_4 \sigma}_{\text{genetisch Männchen}} = 3\ \sigma + \overset{\sigma}{+} : 1\ ♀$

Es muß ferner das Zahlenverhältnis der Männchenweibchen zu den Männchen im Vergleich mit F_1, zu ungunsten der ersteren verschoben sein, wie das folgende Schema ohne weiteres zeigt:

F_1 $\underbrace{n \overset{\sigma}{+} + 50 - n\ \sigma}_{50\,\%\text{ genetisch Weibchen}}$ $\underbrace{50\ \sigma}_{50\,\%\text{ genetisch Männchen}}$

F_2 $\underbrace{25\ ♀ + (p \overset{\sigma}{+} + 25 - p\ \sigma)}_{{}^1/_4 = 25\ ♀\ \ {}^1/_4 = 25\ ♀\text{ I}}$ $\underbrace{50\ \sigma}_{{}^1/_2 = 50\ \sigma}$

$50\,\%$ genetisch ♀ $50\,\%$ genetisch ♂

Handelt es sich aber bei der Rückkreuzung um eine starke Rasse, die völlige Geschlechtsumkehr der genetischen Weibchen bedingt, so muß das Resultat der Spaltung sein:

$\underbrace{25\,\%\ ♀ : 25\,\%\ \sigma}_{50\,\%\text{ genetisch ♀}}$ $\underbrace{50\,\%\ \sigma}_{50\,\%\text{ genetisch ♂}}$ $= 3\ \sigma : 1\ ♀$

Die folgende Tabelle gibt nun die Zuchtresultate dieser Kombinationen:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	$\overset{\sigma}{+}$	Männchen
T 1	Schles × (Schles · Jap X) . . .	19	9	14
T 2	Schles × (Schles × Jap X) . . .	49	10	93
T 16	Schles × (heteroz. Jap Br)	43	27	102[1])
W B 79	Fiu × (Fiu × Jap X)	21	7	39
W B 98	Schnei × (Schnei · Jap X) . . .	21	7	46
W B 78	Schnei × (Schnei × Jap X) . . .	18	—	39
W B 6	Schnei × (Schnei × Ao)	9	—	19
W B 13	Schnei × (Schnei × Ao)	12		31
W A 62	Schnei × (Schnei × Ao)	1	—	8
W B 7	Schnei × (Schnei × Ogi)	12	—	31
W A 64	Schnei × (Schnei × Ogi)	2	—	7
W A 18	Hok × (Hok × Ao)	14	—	27
W B 25	Hok · (Hok × Ogi)	9	—	14
M 16	Hok × (Hok × Tok)	37	—	90
M 17	Hok × (Hok × Tok)	71	—	180
M 18	Hok × (Hok × Tok)	32	—	58
	Sa.	370	60	798

[1]) Diese Zucht wird später noch näher erörtert.

Das Verhältnis von Männchen + Männchenweibchen zu Weibchen in diesen Zuchten ist somit 858 : 370 = 2,32 : 1. Die Erklärung für die Abweichung von 3 : 1 wird später gegeben. Bei den direkt damit zu vergleichenden Rückkreuzungen Gruppe I war das Verhältnis 511 ♀ : 488 ♂ = 1,05 ♀ : 1 ♂.

Was den Prozentsatz der Männchenweibchen zu allen Männchen in den Japonica X-Kreuzungen betrifft, so zeigt die Tabelle:

F_1 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 337 : 71 = 4,7 : 1 (Schles × Jap X)
F_2 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 107 : 19 = 5,7 : 1 [Schles × (Schles × Jap X)]
F_1 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 49 : 5 = 9,8 : 1 (Schnei × Jap X)
F_2 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 85 : 7 = 12,1 : 1 [Schnei × (Schnei × Jap X)]
F_1 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 261 : 108 = 2,4 : 1 (Fiu × Jap X)
F_2 ♂ : $\frac{♂}{+}$ = 39 : 7 = 5,6 : 1 [Fiu × (Fiu × Jap X)]

Mittelwert F_1 = 5,6 : 1
Mittelwert F_2 = 7,8 : 1

L. F_1-Männchen der reziproken, normale Weibchen produzierenden Kreuzung stark ♂ schwach, wenn rückgekreuzt mit Weibchen der schwachen Elternrasse, produzieren ebenfalls die Spaltung in $^1/_2$ normale : $^1/_2$ intersexuelle Weibchen. [Schema: schwach × (stark × schwach).]

Nur wenige Zuchten dieser Art liegen bis jetzt vor, die aber wieder durch die Tripelkreuzungen ergänzt werden.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	$\frac{♂}{+}$	Männchen
W B 21	Schnei × (Ogi × Schnei)	16		38
X B 16	Fiu × (Gif I × Fiu)	24	6	60
Y B 27	Berl × (Ogi × Berl)	29		63
M 14	Hok × (Tok × Hok)	15		19
M 16	Hok × (Tok × Hok)	48		74
M 17	Hok × (Tok × Hok)	105		176
M 18	Hok × (Tok × Hok)	38		79

♂ + $\frac{♂}{+}$: ♀ = 514 : 275 = 1,9 : 1 s. später.

M. Die mitgeteilten Tatsachen zeigen ohne weiteres die Richtigkeit des Eingangs aufgestellten Satzes, nämlich, daß das, was wir Schwäche nannten, ein physiologischer Zustand ist, der mütterlich, also von Mutter zu Ei, vererbt wird, und daß das, was wir Stärke nannten, ein

physiologischer Zustand der Geschlechtsfaktoren ist, und deren Verteilungsmodus oder, was das gleiche ist, dem Verteilungsmodus der Geschlechtschromosomen folgt. Wenn wir mütterliche Vererbung zunächst mit protoplasmatischer identifizieren (s. später), so lautet der Schluß, daß intersexuelle Weibchen dann entstehen, wenn schwaches Protoplasma mit einem (das Weibchen ist heterozygot!) starken Geschlechtsfaktor kombiniert ist. Jede andere Kombination ist normal. Im folgenden stellen wir die Kombinationen nochmals so zusammen, daß diese Sätze auf einen Blick klar werden. Wir weisen nochmals darauf hin, daß 1. bei unserer Schreibweise das Protoplasma der Kombination stets an erster Stelle steht, 2. der Geschlechtsfaktor (oder das Geschlechtschromosom) eines resultierenden Weibchens von dem Vater stammt und ihre Beschaffenheit daher durch das oder die Worte rechts vom ×-Zeichen zwischen den Klammern gegeben ist.

Kombination	Resultat ♀	Plasma	Geschlechtsfaktor d. Mutter (X)	Geschlechtsfaktor d. Vaters (XX)	Geschlechtsfaktor d. Bastard ♀ (X)
stark · stark	normal	stark	stark	stark stark	stark
(stark · stark)[1]	normal	stark	stark	stark stark	stark
stark × schwach	normal	stark	stark	schwach schwach	schwach
(stark × schwach)[2]	normal	stark	schwach	schwach stark	½ schwach ½ stark
(stark × schwach) × (schwach × stark)	normal	stark	schwach	stark schwach	½ schwach ½ stark
(stark × schwach)[3]	normal	stark	schwach oder stark	stark schwach oder schwach schwach	½ stark ½ schwach oder schwach
(stark × schwach)[4] usw.	normal	stark	schwach oder stark	schwach schwach oder stark schwach oder stark stark	schwach oder stark oder ½ stark ½ schwach

Kombination	Resultat ♀	Plasma	Geschlechtsfaktor d. Mutter (X)	Geschlechtsfaktor d. Vaters (XX)	Geschlechtsfaktor d. Bastard ♀ X
(stark × schwach) × stark	normal	stark	schwach	stark / stark	stark
(stark × schwach) × schwach . . .	normal	stark	schwach	schwach / schwach	schwach
stark × (stark × schwach)	normal	stark	stark	stark / schwach	½ stark / ½ schwach
stark × (schwach × stark)	normal	stark	stark	schwach / stark	½ schwach / ½ stark
schwach × schwach	normal	schwach	schwach	schwach / schwach	schwach
(schwach × schwach)^n	normal	schwach	schwach	schwach / schwach	schwach
schwach × stark	alle inters.	schwach	schwach	stark / stark	stark
(schwach × stark)^2	½ normal / ½ inters.	schwach	stark	schwach / stark	½ schwach / ½ stark
(schwach × stark) × stark	alle inters.	schwach	stark	stark / stark	stark
(schwach × stark) × schwach . .	normal	schwach	stark	schwach / schwach	schwach
schwach × (stark × schwach) . . .	½ normal / ½ inters.	schwach	schwach	schwach / stark	½ schwach / ½ stark
schwach × (schwach × stark) . . .	½ normal / ½ inters.	schwach	schwach	schwach / stark	½ schwach / ½ stark

Dies ergibt also mit absoluter Sicherheit das Gesetz für weibliche Intersexualität: Jede Kombination von „schwachem" Plasma (oder Y-Chromosom?) mit einem „starken" Geschlechtsfaktor ergibt intersexuelle Weibchen (inkl. der letzten Stufe, Geschlechtsumkehr), jede andere Kombination normale Weibchen.

1. Nachtrag bei der Korrektur.

Erst während der Korrektur dieser Arbeit erfahre ich, daß während der Jahre meiner Abwesenheit von Europa in einer schwer zugänglichen Zeitschrift eine Reihe von Mitteilungen von Standfuss und Schweitzer erschienen sind, die sich mit dem

gleichen Gegenstand befassen[1]). Die betreffenden Studien bilden, soweit sie gehen, eine glänzende Bestätigung unserer Ergebnisse und Folgerungen, zum Teil auch eine wertvolle Ergänzung. Die Autoren schließen sich denn auch vollständig unseren Folgerungen an und Schweitzer arbeitet im einzelnen ausschließlich mit unseren (früheren) Formeln. Die Autoren arbeiteten nur mit einer japanischen Rasse, die von Yokohama stammte. Wie zu erwarten, ist sie identisch mit unserer Tokyorasse und die erzielten Resultate sind daher in jeder Einzelheit die gleichen wie bei den hier beschriebenen Tokyokreuzungen. Es sei daraus erwähnt:

1. F_1 dispar ♀ × Yokohama ♂ gibt wie bei uns nur Männchen und zwar haben die Autoren mit ihren Amateurhilfskräften aus dieser Kombination über 12000 Männchen erzogen.
2. Wie bei uns kommt zu diesen Männchen eine geringe Zahl von „Extraweibchen". Bei Schweitzer waren es 3 unter 1000, was unserem Resultat ähnelt, bei Standfuss aber nur 2 unter 10000. Da nur die Schweitzerschen Zuchten genauer kontrolliert waren, dürfte sein Befund der typische sein.
3. Rückkreuzungen und F_2 — F_n gaben wie bei uns in der starken Linie nur normale Weibchen.
4. Die Rückkreuzung schwach × (schwach × stark) und schwach × (stark × schwach) gaben wie bei uns ein sich 3 : 1 näherndes Verhältnis von Männchen zu Weibchen.
5. Unter zahlreichen Zuchten der gleichen Kombination dispar × Yokohama fanden sich neben den typischen Nur-Männchenzuchten auch einige wenige, in denen ein paar „Männchenweibchen" auftraten. (Von den Autoren irrtümlicherweise als gynandromorphe Männchen bezeichnet, ein sehr naheliegender Fehler: Abbildung und Beschreibung zeigt aber den wahren Charakter.) Es handelt sich um folgende Zahlen: $♂ : ♂_+^?$ = 221 : 19, 158 : 13, 197 : 7, 189 : 2. Es liegt also hier der gleiche „Minusfall" vor, wie wir ihn fanden und oben erklärten.
8. Standfuss berichtet erfreulicherweise über einen in über 100 Zuchten der gleichen Art aufgetretenen Fall, nämlich das Erscheinen von 10 besondersartigen Tieren neben ♂ und $♀_+^?$. Er beschreibt sie als einen besonderen Typ gynandromorpher ♂. Die genaue Schilderung einschließlich des Verhaltens der Puppenhülle und der Instinkte sowie die Abbildungen zeigen, daß es sich um sehr stark intersexuelle Weibchen handelt. Hier liegt nun ein hübscher Übergangsfall vor, der uns noch fehlte, aber unter zahlreichen Einzelfällen vorkommen sollte. Zwischen den in den obigen Textfiguren gegebenen Kurven für starke Intersexualität und höchstgradige könnte eine solche stehen, die mit der Minusseite noch beträchtlich nach „stark" hereinreicht.

[1]) Schweitzer, A. Über Kreuzungen zwischen Lymantria dispar L. und Lymantria dispar var. japonica Motsch. Mitt. d. Entomologia, Zürich und Umgebung 1, 1915.

Schweitzer, A. Weiteres über Kreuzungen zwischen Lymantria dispar und Lymantria dispar var. japonica. Ibid. 2, 1916.

Schweitzer, A. Über Kreuzungen zwischen Lymantria dispar L. und Lymantria dispar var. japonica Motsch. Ibid. 4. 1918.

Standfuss, M. Beiträge zu der vorstehenden Arbeit usw. Ibid. 1, 1915.

Es wäre das also ein extremer Minusfall für Zuchten, die $\frac{-}{-}$ und $\frac{-}{+}$ ergeben oder ein extremer Plusfall für solche, die starke Intersexualität liefern). Dieser Fall ist nun hier verwirklicht und gibt somit einen neuen glänzenden Beweis unserer Gesamtinterpretation.

III. Die Richtigkeit der Gesamtheit der vorher abgeleiteten Sätze wird, außer durch die Tatsachen der männlichen Intersexualität, durch eine Reihe wichtiger Proben bewiesen, die wir nun geben.

A. Da normale und intersexuelle Weibchen, wenn sie Geschwister sind, das gleiche „schwache" Protoplasma (oder Y-Chromosom?) besitzen, so müssen sie mit ein und demselben Männchen oder mit Männchen homozygoter Rasse das gleiche Kreuzungsresultat liefern, nämlich normale Töchter mit einem „schwachen" Männchen, intersexuelle Töchter (vom mütterlichen Intersexualitätstyp) mit einem „starken" Männchen.

a) mit starken Männchen:

T 19 normales ♀ von Br 2 1912 · Japonica X ♂ 47 ♂ 35 ♀ I
T 23 intersexuelles ♀ von Br 2 1912 · Japonica X ♂ 11 ♂ 20 ♀ I
(1 Minusweibchen wohl normal)

Die beiden Geschwister-Weibchen waren von ein und demselben „starken" Männchen befruchtet worden. Die Intersexualität dieser Weibchen ist schon früher besprochen und ist wie bei der Mutter vom 1. Grad.

b) mit schwachen Männchen:

T 17 normales ♀ von Br 2 1912 × Schlesien ♂ 55 ♂ 60 ♀
T 18 intersexuelles ♀ von Br 2 1912 × Schlesien ♂ 41 ♂ 38 ♀

Beide Weibchen sind von ein und demselben Männchen befruchtet. Alle 4 Weibchen dieser Serie waren Geschwister.

B. In gleicher Weise müssen normale wie intersexuelle Weibchen, die Geschwister sind, mit einem stark-schwach heterozygoten Männchen normale und intersexuelle Weibchen liefern.

T 21 normales ♀ von Br 2 1912 × heterozyg. ♂ Japonica Br
4 ♂ 3 ♀ I 2 ♀
T 22 intersexuelles ♀ von Br 2 1912 × heterozyg. ♂ Japonica Br
39 ♂ 62 ♀ I 15

Das gleiche Männchen hatte beide Weibchen befruchtet, und die Weibchen waren Schwestern derer der vorigen Serie. Das gleiche

Prinzip wird fernerhin durch den später zu besprechenden Stammbaum der Rasse japonica Br erläutert.

C. Die höchste Stufe der Intersexualität, ein durch völlige Geschlechtsumkehr in ein Männchen verwandeltes Weibchen, muß als genetisches Weibchen heterozygot sein, also nur einen starken Geschlechtsfaktor besitzen (ein X-Chromosom). Ein solches Pseudomännchen müßte, wenn zur Fortpflanzung gebracht, die folgenden merkwürdigen Geschlechtsresultate erzielen:

1. starkes Weibchen × Pseudomännchen.

Da das Plasma „stark" ist, kommt Intersexualität nicht in Betracht, obwohl alle involvierten Geschlechtsfaktoren stark sind.

Das Weibchen bildet — wenn wir die handlichste Ausdrucksweise, die der X-Chromosomen benutzen — zwei Sorten von Gameten, nämlich X und Y: das genetisch ebenso beschaffene Pseudomännchen ebenfalls. Die Kombinationen sind also: XX, XY, XY, YY. Die Erwartung ist somit entweder 3 ♀ : 1 ♂, nämlich wenn die Kombination YY lebensfähig ist; oder 2 ♀ : 1 ♂, wenn dies nicht zutrifft.

2. schwaches Weibchen × Pseudomännchen.

Das Plasma ist stets „schwach". Es kann sich kombinieren mit

1. X schwach X stark
2. X schwach Y
3. X stark Y
4. Y Y

Nr. 1 sind Männchen, 2. sind Weibchen, 3. sind wieder Pseudomännchen und 4. Weibchen oder nicht lebensfähig. Die Erwartung ist also entweder $^1/_2$ Weibchen : $^1/_2$ Männchen (mit YY) oder 2 Männchen : 1 Weibchen (ohne YY).

Wir können natürlich nur dann völlig sicher sein, daß eine dieser Kreuzungen vorliegt, wenn es gelingt, ein „Weibchenmännchen" zur Befruchtung zu bringen. Trotzdem dies nun seit 1912 fast jährlich versucht wird, ist es nur ein einziges Mal gelungen. Und diese Zucht, dem Typus starkes ♂ Pseudomännchen angehörend, gibt in der Tat das erwartete Resultat, nämlich:

W B 75 Japonica X ♂ Weibchenmännchen (Fiu × Jap. X) 29 ♀ 17 ♂

Wir weisen auf die früheren Bemerkungen über die Bedeutung eines großen Weibchenüberschusses hin und vergleichen diese Zucht mit den sonst analogen Zuchten, die S. 39 verzeichnet sind und ein Geschlechtsverhältnis von 1 ♀ : 1,0 ♂ ergeben.

Da sich nun nun unter den reinen Männchenkulturen ein großer Prozentsatz Pseudomännchen finden muß, sollte gelegentlich auch ein solches zur Fortpflanzung kommen. Es wurde in der Tat versucht, dies dadurch zu erzielen, daß die letzten Männchen solcher Kulturen benutzt wurden, da die Wahrscheinlichkeit eine größere ist, daß sie genetische Weibchen darstellen. Meist erwiesen sich aber gerade diese Männchen als fortpflanzungsunfähig. Systematische Kombinationen mit vielen frühen und späten Männchen, die 1915 ausgeführt wurden, wurden leider von der Infektion 1916 ausgerottet. Die Wiederholung 1917 fiel aber der Kriegshysterie zum Opfer. Man sollte aber auch ohnedies annehmen, daß bei einer gewissen Anzahl von Rückkreuzungen mit Männchen aus solchen Männchenkulturen gelegentlich ein Pseudomännchen verwandt wird. Unter den Rückkreuzungen mit starken Weibchen, die S. 39 aufgezählt sind, finden sich denn auch zwei mit einem sicher nicht bedeutungslosen Weibchenüberschuß, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W B 9	Ao ♀ (Hok ♂ Ao)	46	11
W A 68	Ao ♀ (Fin ♂ Ao)	5	1

Ob sie in diese Gruppe gehören, muß unentschieden bleiben. Für die zweite Kombination ist es wahrscheinlich, die erste hat aber vielleicht eine andere Bedeutung, wie wir bei Besprechung der männlichen Intersexualität sehen werden.

Deutlicher tritt das erwartete Resultat in den Hokkaido-Tokyo-Kreuzungen hervor, die ja in viel zahlreicheren Einzelzuchten durchgeführt sind als die anderen Kombinationen. Die früher summarisierten Einzelzuchten sind:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 16, 73	Tok ♀ (Hok ♂ Tok)	25	16
M 17, 104	Tok ♀ × (Hok ♂ × Tok)	59	47
M 17, 105	Tok ♀ × (Hok ♂ × Tok)	58	56
M 17, 108	Tok ♀ × (Hok ♂ × Tok)	67	79

Also 209 Weibchen : 198 Männchen, das normale Geschlechtsverhältnis. Daneben aber finden sich zwei Zuchten:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 16, 71	Tok ♀ × (Hok ♂ × Tok)	51	23
M 16, 72	desgl.	8	2

Also 59 Weibchen : 25 Männchen, was der Erwartung 2 ♀ : 1 ♂ entspricht, wenn die benutzten Bastardmännchen die genetische Beschaffenheit des Weibchens hatten.

Auch die Kreuzung schwaches ♀ × Bastardmännchen (schwach × stark) müßte einige Einsicht geben, da nach den vorhergehenden Erörterungen hier im Normalfall 3 Männchen : 1 Weibchen zu erwarten sind, im Fall der Benutzung aus Weibchen umgewandelter Männchen aber 1 : 1 oder wahrscheinlicher 2 ♂ : 1 ♀. Die Zuchten sind bis jetzt nicht genügend zahlreich zur Entscheidung. Immerhin könnte man das vorliegende Material in zwei Gruppen anordnen, die sich um 3 : 1 und 2 : 1 gruppieren, nämlich:

a) < 2,5 : 1		b) > 2,5 : 1	
W B 6	19 : 9	W B 13	31 : 12
W A 18	27 : 14	W A 62	8 : 1
W B 25	14 : 9	W B 7	31 : 12
M 16, 67	22 : 15	W A 64	7 : 2
M 17, 97	55 : 23	M 16, 66	23 : 3
M 18, 112	58 : 32	M 17, 98	48 : 17
M 16, 65	45 : 19		148 : 47 = ca. 3 : 1
M 17, 96	77 : 31		
	317 : 152 = ca. 2 : 1		

Hier würde denn auch die Erklärung dafür liegen, daß bei jenen Zuchten das Verhältnis 2,32 ♂ : 1 ♀ anstatt 3 Männchen : 1 Weibchen auftrat. Es sei übrigens im Anschluß an diese Erörterungen nochmals darauf hingewiesen, daß Männchenüberschuß wie Weibchenüberschuß hier nur da auftritt, wo die Theorie es erlaubt.

Noch auf eine andere Weise versuchten wir diesen Fall aufzuklären, nämlich, indem wir solche P_1-Männchen mit einer der stärkeren schwachen Rassen verbanden, mit denen der „starke" Faktor von Aomori nicht Geschlechtsumkehr, sondern mittlere weibliche Intersexualität erzeugt. Die Situation ist die folgende:

1. Massachusetts ♀ × F_1 ♂ (Schnei + Ao) echtes Männchen

   ♀ Plasma: Massachusetts ♂ Geschlechtsfaktoren: Schnei und Ao. Geschlechtsf. Mass.

   Kombinationen: a) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Schnei und Y.
   b) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Ao und Y.
   c) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Mass und Schnei.
   d) Plasma Mass. + Geschlechtsf. Mass und Ao.

a) ist ein normales Weibchen,
b) ist ein inters. Weibchen vom Mass.- und Ao.-Typ,
c) u. d) sind Männchen,
also $^1/_4$ normale Weibchen, $^1/_4$ Intersex. Weibchen, $^1/_2$ Männchen.

2. Massachusetts ♀ × F_1 ♂ (Schnei × Ao) Pseudomännchen.
♀ Plasma Massachusetts ♂ Geschlechtsfaktor Ao
Geschlechtsf. Mass. (nämlich X Ao—Y)
Kombinationen: a) Plasma Mass + Geschlechtsfaktor Ao—Y.
b) Plasma Mass + Y Y.
c) Plasma Mass + Geschlechtsf. Mass und Ao.
d) Plasma Mass + Geschlechtsf. Mass und Y.
a) ist ein intersex. Weibchen,
b) ist wohl unmöglich,
c) ist ein Männchen,
d) ist ein normales Weibchen,
also $^1/_3$ normale Weibchen, $^1/_3$ inters. Weibchen, $^1/_3$ Männchen.

Um dies zu erzielen, wurde eine große Zahl früher wie später (Schnei × Ao) ♂ mit Massachusetts ♀ gepaart. Von allen Zuchten wurde nur je eine nicht völlig vernichtet. Es sind:

W A 95 b Mass ♀ × (Schnei × Ao) frühes ♂
1 normal, 3 inters. 17 ♂

W A 96 c Mass ♀ × (Schnei × Ao) spätes Männchen
2 ♀ normal, 2 ♀ inters. 7 Männchen.

Da gerade in diesen schwer erkrankten Zuchten die Weibchen besonders stark ausgetilgt wurden, ist der relativ hohe Prozentsatz von Weibchen im zweiten Fall der Erwartung entsprechend. Natürlich kann dies nicht als vollgültiger Beweis betrachtet werden. Die wiederholten Versuche wurden ebenfalls Kriegsopfer und müssen nochmals angestellt werden.

Es sei schließlich noch bemerkt, daß ein absolut unwiderleglicher Beweis für unsere Schlüsse nur erbracht werden kann, wenn es gelingt, eine geschlechtsbegrenzte Mutation mit Intersexualität zu kombinieren. Die Aussichten sind günstig, daß dieser Versuch bald ausgeführt werden kann. Andere ebenso entscheidende Proben sind wieder in Vorbereitung, nachdem sie schon zweimal vernichtet wurden.

D. Eine Probe von mathematischer Sicherheit für die Richtigkeit der genetischen Analyse der weiblichen Intersexualität kann durch Tripel- und Quadrupel-Bastarde ge-

liefert werden, erhalten durch verschiedenartige Kombinationen von drei oder vier Rassen. Welcher Art diese Kombinationen sein mögen, das Resultat darf nur bedingt werden von dem Plasma der Mutter und den beiden Geschlechtsfaktoren des Vaters. Der Typus der so produzierten Intersexualität muß derselbe sein wie bei F_1-Intersexualität aus dem gleichen mütterlichen Plasma und väterlichen Geschlechtsfaktoren, ganz gleich, welche sonstigen Rassen an der Kreuzung beteiligt sind. Und das trifft alles ausnahmslos zu.

Wir bemerken zu den folgenden Zuchten, daß sie fast ausnahmslos solchen angehören, bei denen von Anfang an eine bestimmte Anzahl Raupen isoliert wurde und jede einzelne in einem Glas gezüchtet wurde, um die anderwärts zu besprechenden Wachstumskurven aufzunehmen. Es steht fest, daß diese Zahlen trotz ihrer relativen Kleinheit einen richtigen Durchschnitt darstellen, der nur manchmal zu gunsten der Männchen verschoben ist, wie schon früher gezeigt wurde.

AA. Kombinationen, bei denen die Mutter eine reine Rasse ist.

Die Resultate betreffen somit in erster Linie das Verhalten der Geschlechtsfaktoren des Vaters.

1. W A 95b, W A 96c } Mass × (Schnei × Ao) 3 ♀ 5 ♀ I 24 ♂.

Wir haben diese Kreuzung schon im vorigen Abschnitt besprochen. Hier ist der Hauptpunkt, daß wir $^1/_2$ normale und $^1/_2$ intersexuelle Weibchen bekommen müssen und daß der Intersexualitätstyp der von F_1 Mass × Aom ist.

2. X A 48 Mass × (Ao × Gif II)^2 12 inters. ♀ 11 ♂.

Das F_2-Männchen (Ao × Gif II)^2 kann entweder die Geschlechtsfaktoren Gifu II, — Gifu II haben oder Gifu II-Ao. Im ersteren Fall müssen alle Weibchen intersexuell sein vom Mass × Gif II-Typus, im zweiten Falle ebenfalls alle intersexuell zur Hälfte vom Mass × Ao-Typ. Alle sind in Wirklichkeit vom Mass × Gif II-Typus.

3. X A 49. Mass × (Gif I × Ao)^2.
   2 Weibchen, beginnende Intersex. vom Gifu-Typ,
   2 Weibchen, stark I, vom Aomori-Typ,
   15 Männchen.

Das F_2-Männchen (Gif I × Ao)² kann die Geschlechtsfaktoren Ao — Ao oder Ao — Gif I haben. Im ersteren Fall müssen die sämtlichen Weibchen intersexuell vom Aomori-Typ sein; im andern Fall wäre die Hälfte so, die andere Hälfte intersexuell von dem gänzlich abweichenden Gifu-Typ (weiße Flügel). Letzteres ist der Fall.

4. X A 32. Hok × (Ao · Gif II)² 11 Männchen.

Da die Geschlechtsfaktoren von Ao wie von Gifu II mit Hokkaido-Plasma völlige Geschlechtsumkehr bedingen, so können in jedem Fall nur Männchen entstehen.

BB. Kombinationen, bei denen der Vater eine reine Rasse ist.

Die Resultate betreffen somit in erster Linie das Plasma der Mutter.

5. X A 59. (Mass · Hok) · Ogi.

a) Aus 30 isolierten Raupen erhalten 15 Männchen 7 inters. Weibchen. 8 gestorbene Raupen waren weibliche Raupen, d. h. hätten wohl auch ♀ I geliefert, sicher keine Männchen.

b) Rest der Zucht: 22 Männchen, 12 inters. Weibchen.

Die intersexuellen Weibchen gehören, wie erwartet, dem sehr charakteristischen Typus Mass × Ogi an. Das Hokkaidoblut der Mutter (ein Hok-Geschlechtsfaktor) hatte also keinerlei Einfluß.

6. X A 60. (Mass · Hok) · Ao 18 ♀ I 21 ♂.

Es ist interessant, diese Zucht mit der vorigen zu vergleichen. Die intersexuellen Weibchen zeigen sämtlich den ganz andersartigen Aomoritypus.

7. X A 53. [(Kum × Schnei) × (Schnei × Kum)] × Ao.
13 ♀ I 12 Männchen.

Die Mutter dieser Zucht war ein doppeltreziproker F_2-Bastard der Rassen Kumamoto und Schneidemühl. Das Plasma ist also Kumamoto-Plasma. Wir erinnern daran, daß Kum × Ao mittlere weibliche Intersexualität liefert, Schnei × Ao dagegen nur Männchen. Dies Resultat ist genau so, als ob die Zucht Kum × Ao wäre.

CC. Kombinationen, bei denen beide Eltern Bastarde sind.

Die Resultate demonstrieren die Situation gleicherweise für das Plasma der Mutter wie Geschlechtsfaktoren des Vaters.

8. X A 54. (Kum × Schnei)² × (Ao · Gif II)².

a) Kontrollierte Einzelzucht:	
7 ♀ I 8 ♂	nämlich 5 ♀ I v. Kum × Gif II-Typus
b) kranke Restkultur:	4 ♀ I v. Kum · Ao-Typus
2 ♀ I 12 ♂	

Die Mutter ist ein F_2-Bastard der Rassen Kumamoto und Schneidemühl, der Vater ein F_2-Bastard von Aomori und Gifu II. Das Plasma ist also Kumamoto-Plasma; die Geschlechtsfaktoren des Vaters entweder Gif II — Gif II oder Gif II — Aom.

Das Resultat sollte also entweder lauter intersexuelle Weibchen vom Kum-Gif II-Typus sein, oder halb solche und halb vom Kum · Ao-Typus. Tatsächlich sind es 5 intersex. Weibchen, variierend von schwach bis mittel intersexuell, = Kum · Gif II-Typus, 4 inters. Weibchen vom richtigen Aomoritypus; also die zweite Möglichkeit. (Wir erinnern daran, daß Schnei mit Ao oder Gif II nur Männchen liefert.)

9. X A 55 (Kum × Schnei)² × (Gif I × Ao)².

13 ♂,
5 ♀, gerade beginnende Inters. vom Gifutyp,
6 ♀, stark i, vom Aomorityp.

Diese Zucht ist besonders instruktiv wegen der sinnfälligen Verschiedenheit der beiden Intersexualitätstypen. Erklärung wie vorher. (Wir erinnern, daß Schnei mit Gif I schwache bis mittlere Intersexualität, mit Ao nur Männchen liefert.)

10. X A 41. (Hok × Kum)² × (Ao × Gif II)² 19 Männchen.

Das Resultat ist gerade wie F_1 Hok × Ao oder Hok × Gif II. Von Kumamoto-Blut ist nichts zu bemerken (Kum × Ao = ♂ !).

11. X A 35. (Hok · Schnei)² × (Ao × Gif II)² 30 Männchen.

Wie vorher.

Die Beweiskraft dieser Versuchsreihe bedarf keiner weiteren Begründung: es sei nur darauf hingewiesen, daß die analogen Versuche zur männlichen Intersexualität weiteres wichtiges Material bringen werden.

E. Die folgenden komplizierten Kombinationen zwischen der Tokyo- und Hokkaidorasse geben eine weitere ergänzende Bestätigung[1])!

1. [Tokyo × (Hok × Tok)²]. Bei dieser Kreuzung der Rückkreuzung inter se stammt Plasma (oder Y-Chromosom) von der starken

[1] Sie sind sämtlich von unserm Mitarbeiter Herrn Machida ohne Kenntnis der Erklärung ausgeführt.

Rasse Tokyo. Das Resultat muß daher ein normales Geschlechtsverhältnis sein, selbst wenn die ursprünglich zur Rückkreuzung verwandten Bastardmännchen genetische Weibchen waren.

M 15, 56—59 56 Weibchen 49 Männchen.

2. Tok × [(Hok × Tok)²]. Das gleiche gilt wie im vorigen Fall. Kein Männchenüberschuß darf auftreten.

M 15, 65 446 Weibchen 267 Männchen.

Der auffallende Weibchenüberschuß wird später bei männlicher Intersexualität besprochen.

3. Hok × [(Hok × Tok)]². Plasma (oder Y-Chrom.) schwach, also die Möglichkeit der Geschlechtsumwandlung gegeben. Die X-Chromosome des F_2-Männchen, das als Vater diente, sind Tok-Tok oder Tok-Hok. Männchen ersterer Art könnten nur Männchen erzeugen, die zweiter Art 3 Männchen zu 1 Weibchen. Nur eine Zucht liegt vor:

M 15, 61 18 Männchen.

4. Hok × [(Tok × Hok)²]. Plasma (oder Y-Chromosom) wie vorher. X-Chromosomen des (reziproken) F_2-Männchens, das als Vater diente, sind: a) Hok — Hok oder b) Tok — Hok. Es sind also Zuchten mit normalen Geschlechtszahlen zu erwarten und solche mit 3 ♂ : 1 ♀. Nur eine Zucht vom Typ b liegt vor:

M 18, 116 131 Männchen : 55 Weibchen.

5. Hok × [(Tok × Hok) × (Hok × Tok)]. Die Erwartungen sind wie im vorhergehenden Fall. Das Resultat ist:

Typus a:	M 17, 110 . .	50 ♂		41 ♀	
	M 17, 112 . .	55 ♂		39 ♀	
		105 ♂	:	80	= ca. 1 : 1.
Typus b:	M 17, 111 . .	78 ♂		32 ♀	
	M 17, 113 . .	44 ♂		18 ♀	
	M 17, 118 . .	15 ♂		1 ♀	
		137 ♂	:	51 ♀	= ca. 3 : 1.

Also auch in diesen Fällen sind die Erwartungen der Theorie vollständig erfüllt.

IV. Die vermeintliche Inzuchtsintersexualität.

Wir müssen nunmehr auf ein Kapitel zurückkommen, auf das wir in unserer Publikation von 1912 großen Wert legten, das inzwischen aber ein ganz anderes Gesicht angenommen hat, wie wir schon in der

Arbeit 1914 andeuteten. Die betreffenden Zuchten sind z. T. schon in den vorhergehenden Kapiteln aufgeführt, wobei die jetzt zu beweisende Interpretation bereits vorweggenommen ist. Die Tatsachen sind die folgenden: Der vortreffliche Amateurzüchter Brake (siehe Publikation 1912) hatte gefunden, daß seine japonica-Männchen, die ursprünglich mit deutschen Rassen weibliche Intersexualität produzierten, in der 3. Inzuchtgeneration auch normale Weibchen hervorbrachten und in der 4. nur normale Weibchen. Ferner, daß von der 4. Inzuchtgeneration an auch in der japonica-Reinzucht intersexuelle Weibchen auftraten, deren Zahl in der 5. und 6. Inzuchtgeneration zunahm. Wir hatten die sonderbare Erscheinung als eine Inzuchtwirkung auf die „Stärke" der Geschlechtsfaktoren interpretiert. Eine andere Erklärung war damals nicht möglich, da es nicht bekannt war, daß es auch schwache japanische Rassen gibt. Nach Herrn Brakes Tod erhielt ich dies Material und habe es seitdem von der 7. bis zur 15. Inzuchtgeneration gezüchtet und dabei den Fall analysiert.

Die einfache Erklärung ist, daß die Rasse japonica Br (wie wir sie nennen) eine Mischzucht zweier japanischer Rassen ist[1]), einer der schwachen japanischen Rassen von annähernd der Beschaffenheit der Rasse Kumamoto und einer starken japanischen Rasse von annähernd der Beschaffenheit Gifu I. Da bei den Inzuchten bis zur 10. Inzucht Eier von mehreren Weibchen zusammengezogen wurden, im Glauben, daß eine einheitliche Rasse vorliegt, so wurden Resultate erzielt, die zunächst inkongruent erschienen, nun aber sich völlig auseinanderwirren lassen.

In einer derartigen heterozygoten Zucht können sich theoretisch vorfinden:

1.	♀ Plasma : schwach	Geschlechtsfaktor :	schwach
2.	♀ Plasma : schwach	„	stark
3.	♀ Plasma : stark	„	stark
4.	Plasma : stark	„	schwach
5.		„	stark / stark
6.		„	stark / schwach
7.	♂	„	schwach / schwach

[1]) Außer durch die Analyse der Sexualität haben wir dies auch durch die Analyse der Raupencharaktere nachweisen können.

In den ursprünglichen Kreuzungen Brakes waren Männchen Nr. 5 verwandt worden. In dem dritten Jahr aber benutzte er Männchen Nr. 6 zur Kreuzung mit dispar und erhielt daher zur Hälfte normale, zur Hälfte intersexuelle Weibchen. Die gleichen Männchen wurden aber auch zur Inzucht benutzt und jedenfalls mit starken wie schwachen Weibchen und so erhielt er von der 4. Inzucht an in der reinen japonica-Kultur schwach intersexuelle Weibchen neben normalen in wechselnden Verhältnissen. Dies war der Zustand der Zucht, als ich sie in der 7. Inzuchtgeneration erhielt und die Resultate blieben die gleichen in der 8. bis 10. Generation, nämlich:

8. Inzucht: 20 ♀ I + 9 ♀ + 22 ♂.
9. Inzucht: a) normale Mutter 3 ♀ I + 2 ♀ + 4 ♂,
b) inters. Mutter 62 ♀ I + 15 ♀ + 39 ♂,
10. Inzucht: 40 ♀ I + 92 ♀ + 125 ♂.

Dies ist eine Sammelzucht von mehreren Müttern: das Überwiegen der normalen Weibchen zeigt, daß dabei wahrscheinlich mehr starke Mütter waren.

Die Prüfung von je einem normalen und intersexuellen Weibchen der 8. Inzucht durch Kreuzung mit einer starken Rasse zeigt, daß sie der schwachen Rasse angehörten, da alle F_1-Weibchen intersexuell waren, nämlich:

normales ♀ 8. Inzucht × japonica X = 35 ♀ i 47 ♂,
inters. 8. Inzucht × japonica X = 20 ♀ i 11 ♂.

Die Prüfung von Männchen der 8. Inzucht durch Kreuzung mit deutschen Weibchen ergab:

T 16 Schles. ♀ × 8. Inzucht japonica Br ♂.
43 ♀ 27 Weibchenmännchen 102 ♂.

Der Vater war also stark-schwach heterozygot, der starke Faktor von etwa der Stärke wie bei Japonica X. Dies wird bestätigt durch eine F_2-Zucht aus der vorhergehenden.

U a (Schles × 8. Inzucht jap Br)².
39 ♀ 4 Weibchenmännchen 66 ♂.

Ein Japonica X-Weibchen aber mit dem Inzucht-Männchen durfte nur normale Nachkommenschaft bringen:

T 20 Jap X · 8. Inz. jap. Br = 46 ♀ 30 ♂ und 2 ♀ I[1]).

Ebenso durfte ein Weibchen der 8. Inzucht mit schwachen Rassen nur normale Nachkommenschaft liefern:

[1]) Diese intersexuellen Weibchen sind Extraweibchen (s. später).

T 17 norm. Inzuchtweibchen × Schles ♂ 60 55 ♂
T 18 inters. „ × „ ♂ 38 ♀ 41 ♂
VB 13 inters. „ × Fiu ♂ 58 50 ♂

In T 17 sind nun zwei Möglichkeiten gegeben: das Plasma der Mutter konnte der schwachen oder der starken Rasse angehören. In F_1 konnte sich das nicht entscheiden, denn wenn auch der Geschlechtsfaktor der Mutter schwach war, was, wie wir sehen werden, der Fall ist, so war in jedem Fall normale F_2 zu erwarten. Wenn aber die F_1-Weibchen von T 17 zur doppeltreziproken Kreuzung mit Männchen T 16 (s. oben) verbunden wurden, so waren die folgenden Möglichkeiten gegeben: Diese Männchen waren, wenn wir von den darunter befindlichen genetischen Weibchen absehen, zur Hälfte stark-schwach, zur anderen Hälfte schwach-schwach. (Eins der ersteren war der Vater der F_2-Zucht Ua.) Wenn das mütterliche Plasma „stark" war, so mußten diese doppelreziproken Bastarde unter allen Umständen normal sein. War es dagegen schwach, so war sowohl diese Möglichkeit gegeben als auch die, daß die Hälfte der F_2-Weibchen intersexuell sind. Die folgenden Zuchten Ud und Uc erlauben daher keine Entscheidung dieser Frage.

Ud F_2 (7. Inz. × Schles.)^2 . . . . . 93 95 ♂
Uc = T 17 × T 16 (7. Inz. × Schles.) × (Schles. × 7. Inz.) 5 ♀ 8 ♂

Dagegen können wir mit Sicherheit sagen, daß der Geschlechtsfaktor der Mutter von T 17 schwach war, auch wenn das Plasma der starken Rasse angehörte, denn sonst könnte die folgende doppelreziproke Kreuzung nicht normal sein:

Ub T 16 ♀ (Schles. ♂ 7. Inz.) × T 17 ♂ (7. Inz. × Schles.) 68 ♀ 62 ♂.

Wir haben gesehen, daß in der 10. Inzucht wieder alle oben gegebenen Möglichkeiten vertreten sind. Hier wurden nun zum erstenmal zufällig nur Weibchen mit „starkem" Plasma zur Nachzucht ausgesucht, woraus folgt, daß nunmehr ganz unvermittelt die Intersexualität aus den Inzuchten wieder verschwinden muß. Dies ist das Resultat der folgenden Inzuchten:

V B 2. 11. Inzucht . . 9 Weibchen 7 Männchen (i)
W B 46. 12. „ . . 19 „ 26 „ (i)
X B 45. 13. „ . . 35 „ 55 „
X B 44. 13. „ . . 12 „ 67 „
Y B 35. 13. „ . . 72 „ 89 „
Y B 36. 14. „ . . 17 „ 22 „
Y B 34. 14. „ . . 36 „ 35 „
Y B 33. 14. „ . . 6 „ 33 „
Z B 8—11. 15. „ . . alle normal.

Die Richtigkeit dieses Befundes kann nun auf zwei Weisen kontrolliert werden: 1. indem wir solche Inzuchtweibchen mit bekannten starken Rassen kreuzen; sie müssen dann, im Gegensatz zu den vorher besprochenen Zuchten T 19, T 25 völlig normal sein. Das trifft zu in den Zuchten:

X B 59. Jap Br 11. Inz. × Aomori	16 ♀	20 ♂
X B 60. Jap Br 11. Inz. × Ogi	45 ♀	41 ♂

Der zweite Beweis kann hier nicht völlig erklärt werden, da er bereits die Kenntnis der männlichen Intersexualität voraussetzt. Wir werden später sehen, daß intersexuelle Männchen erscheinen können in der Kombination starkes Plasma mit zwei schwachen Geschlechtsfaktoren. Diese Kombination kann aber jetzt in den Inzuchten auftreten. Und so finden wir in der Tat plötzlich mit dem Verschwinden der intersexuellen Weibchen aus der Inzuchtkultur intersexuelle Männchen, nämlich eines in der 11. Inzucht, und drei in der 12. Inzucht. Dies gibt nun wieder die Möglichkeit einer weiteren Probe. Unter den Männchen dieser Inzucht müssen die Kombinationen der Geschlechtsfaktoren stark-schwach und schwach-schwach vorhanden sein. Stark-stark ist dagegen ausgeschlossen unter der Nachkommenschaft einer Mutter, die schwach-schwach produziert (die intersexuellen Männchen). Dies kann nun festgestellt werden, wenn diese Männchen wieder mit bekannten schwachen Rassen kombiniert werden. Wird ein intersexuelles Männchen (schwach-schwach) mit einer schwachen Rasse gekreuzt, so muß die Nachkommenschaft normal sein und bleiben:

W B 90 Schneidemühl ♀ × inters. ♂ jap Br 11. Inzucht

28 ♀	47 ♂

X B 6 F_2 hieraus (Schnei jap Br)

35 ♀	34 ♂

Wird ein normales Männchen dieser Inzuchten benutzt, so folgt das gleiche Resultat, wenn es schwach-schwach ist; ist es aber stark-schwach, so muß die Hälfte der Nachkommenweibchen höchstgradig intersexuell resp. in Männchen umgewandelt sein. Das Resultat wäre im letzteren Fall 3 Männchen : 1 Weibchen. Dies zeigen die folgenden Proben:

W B 95 Berlin × jap Br 10. Inzucht

189 ♀	174 ♂

Also mit Sicherheit der erste Fall.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V B 6	Schneidemühl · desgl. ♂	52	108
V B 9	Fiume · „ ♂	41	91
V B 10	Fiume · „ ♂	19	60
W B 93	Fiume · „ ♂ 12. Inz.	13	30
		125	289

: = 2,4 : 1, was in analogen Fällen (s. früher) erhaltenen Zahlenverhältnissen entspricht, wenn der zweite Fall vorliegt. F_2 aus solchen Zuchten kann dann entweder mit einem starkschwachen oder schwach-schwachen Männchen erzeugt werden, ebenso F_3. Die folgenden Zuchten zeigen deutlich den ersten Fall:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W B 99	F_2 aus V B 6 (Schnei · 10. Inz.)²	8	29
W B 63	F_3 aus W B 99 (Schnei · 10. Inz.)³	15	47
X B 44	F_2 aus W B 93 (Fiu · 11. Inz.)²	9	62

Das sind 138 ♂ : 32 ♀.

Nach der 11. Generation verschwanden dann die inters. ♂ wieder aus der Inzucht. Welche der genetischen Möglichkeiten dafür verwirklicht ist, konnte noch nicht geprüft werden. (Die Wahrscheinlichkeit spricht für Mutter mit starkem X).

Damit ist der Fall aufgeklärt. Es mag vielleicht überflüssig erscheinen, daß wir soviel Mühe darauf verwandten, ein unreines Material zu analysieren, da es für diese Untersuchung gar nichts bedeutet hätte, wenn wir die Rasse Japonica Br einfach weggelassen hätten. Aber einmal war es unsere Pflicht, da wir früher irrtümliche Schlußfolgerungen auf diesem Material aufgebaut hatten; sodann ist es eine geeignete Warnung für Forscher, die diesen Gegenstand aufnehmen wollen; und schließlich glauben wir, daß die Durchführung dieser Analyse ein hübsches Glied in der Kette der Gesamtanalyse ist.

V. Die Rasse Gifu.

Wir haben bisher stets die Rassen Gifu I und II unterschieden, von denen die erste die schwächste der starken Rassen war, die andere ähnlich den Rassen Ogi und Aomori. Wir taten dies, um die Dar-

stellung nicht unnötig zu komplizieren. In Wirklichkeit besitzen resp. besaßen wir nur eine Rasse Gifu, die aber, als die einzige bisher angetroffene, bei einigen Individuen in ihren Geschlechtsfaktoren ursprünglich heterozygot war, nämlich von der Stärke Gifu I und Gifu II. Schon bei den ersten Gifukreuzungen war uns der hohe Prozentsatz der F_1-Männchen auch in guten Zuchten aufgefallen, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Inters. Weibchen	Männchen	Weibchen
V A 35	Fiu × Gif	14	57	
V A 26	Schnei × Gif	28	70	
V B 47	Schnei × Gif	9	22	
V A 51	Hok × Gif	15	66	
V B 60	Hok × Gif	12	34	2?
		78 :	249 3,2	: 1 . J

Die Wiederholung der Gifukreuzungen in folgenden Jahren gab aber überhaupt keine intersexuellen Weibchen von dem so charakteristischen Gifutypus, sondern mit Massachusettsweibchen den etwas abgeschwächten Intersexualitätstypus der starken Rassen neben einem praktisch normalen Weibchen (s. oben: nur 3 Weibchen wurden erzielt), mit europäischen Rassen die letzten Stufen der Intersexualität, nämlich

Bezeichnung	Kreuzung	Männchen	Weibchen-männchen	Weibchen
X B 8	Berlin · Gifu	107	15	
W B 85	Fiume · Gifu	73		1

Aber auch in den Rückkreuzungen mit den ursprünglichen Gifubastarden traten die zu erwartenden intersexuellen Weibchen vom Gifutypus nicht auf. Es sind das die bisher noch nicht erwähnten Zuchten:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Weibchen-männchen
W B 5	Schnei × (Schnei × Gif)	10	28	
W A 66	Schnei · (Schnei · Gif	8	11	
X B 16	Fiu × (Gif × Fiu)	24	60	6
X B 23	Fiu × (Fiu × Gif)	47	71	
		89	176 –	6

All dies läßt bereits den Verdacht aufkommen, daß Gifu eine heterozygote Rasse ist, deren Männchen daher in den Kombinationen I II, I I, II II vorhanden sein können: daß die F_1-Kombinationen mit der Überzahl der resultierenden Männchen durch Benutzung von I II-Männchen zustandekommen (I produziert intersexuelle Weibchen vom Gifutyp, II Geschlechtsumkehr, also Erwartung 3 Männchen : 1 ♀ J); daß die F_1-Zuchten mit nur Männchen (inkl. Weibchenmännchen) von Gifumännchen II II hervorgebracht sind; und daß die F_1-Zuchten mit Intersexualität und normalen Geschlechtszahlen (s. oben Kum und Ogi · Gif) ♂ I I zu Vätern haben. Bei den Rückkreuzungen Schnei · (Schnei · Gif) können die Geschlechtsfaktoren des Vaters dann sein Schnei-Gif I oder Schnei-Gif II (unter Mißachtung der Männchen, die genetische Weibchen sind). Zufällig wurde wurde nur die letztere Kombination verwandt. Bei den Rückkreuzungen mit Fiume des folgenden Jahres war bereits in F_1 kein Faktor Gif I anwesend.

Für diese Vermutung der Heterozygotie der Rasse Gifu haben wir nun aber, außer dem Vorhergehenden, den vollgültigen Beweis in den früher besprochenen Tripel- und Quadrupelkreuzungen (S. 50 ff.). Hier kommen viermal als Vater die F_2-Männchen $(Ao \cdot Gif)^2$ vor, und zweimal $(Gif \cdot Ao)^2$, in beiden Fällen Geschwistermännchen, stammend von einer Mutter und einer Großmutter. Im letzteren Falle mußten also die F_2-Männchen, wenn sie einen Gifufaktor hatten, stets den gleichen haben, nämlich den der Großmutter. In beiden Zuchten (X A 49 und 55 s. o.) spalteten aber diese charakteristischen intersexuellen Weibchen vom Gifutypus heraus (neben denen vom Aomoritypus), die, nachdem sie ein Jahr lang verschwunden waren, auf solchem Umweg wiedergewonnen wurden. Somit zeigt auch diese Komplikation wieder die Richtigkeit des Ganzen. Auf einen Punkt möchten wir noch kurz hinweisen. Ein Blick auf die Karte Japans zeigt uns (S. 4), daß südlich von Gifu alle Rassen schwach sind, nördlich alle stark. Nur die Insel Hokkaido beherbergt wieder eine schwache Rasse, aber vom Typus der europäischen schwachen Rassen. Dies ist sehr bemerkenswert, da auch sonst tiergeographisch Hokkaido mehr zu Eurasien gehört als zu Japan. Es fällt also da auf, um auf Gifu zurückzukommen, daß die einzige heterozygote Rasse, deren Geschlechtsfaktor außerdem eine mehr mittlere Stärke hat, geographisch genau zwischen den starken und schwachen liegt. Wie früher erwähnt, erlaubt denn auch diese Rasse Gifu I den erwarteten Versuch einer Kombination der stärksten „schwachen" Mutter mit dem „schwächsten" starken Vater, die auf der Grenze von Normalität stehende

Nachkommenschaft gibt (Kum und Mass × Gif I), auch hierin die Mittelstellung der Rasse Gifu dokumentierend. Wir hoffen, daß wir einmal Gelegenheit haben werden, die sich daraus ergebenden interessanten Probleme weiter zu verfolgen.

VI. Diskussion.

Wir haben bisher absichtlich nur die Tatsachen sprechen lassen und in die Schlüsse aus ihnen nicht mehr Interpretation hineingelegt, als unvermeidlich war. Wir müssen nun die Situation, wie sie sich aus den rein genetischen Tatsachen über weibliche Intersexualität ergibt, kurz analysieren, wobei wir die wichtigen, später zu besprechenden, entwicklungsphysiologischen Tatsachen zunächst aus dem Spiel lassen. Denn die genetische Analyse muß zunächst nur die genetischen Tatsachen decken.

Wir haben gesehen, daß, wie es bei einem Fall im Bereich der Geschlechtsvererbung selbstverständlich ist, die genetische Grundlage des Phänomens teilweise die Verteilung der Geschlechtsfaktoren ist, in bezug auf die bei unserem Objekt das weibliche Geschlecht heterozygot, das männliche homozygot ist: Mm = MM —. Wenn wir uns auf den Standpunkt der Geschlechtschromosomenlehre stellen, so ist das völlig identisch mit den Formeln: X Y = ♀ X X = ♂ und die Ausdrucksweise mit Chromosomen unterscheidet sich von der mit Faktoren nur darin, daß im ersteren Fall das sichtbare Vehikel, im zweiten Fall das darin beförderte Unsichtbare in den Vordergrund gestellt wird. Wir glauben, daß diese Auffassung von der Beziehung der Geschlechtschromosomen zu den Geschlechtsfaktoren heute einer der Grundpfeiler unserer Wissenschaft ist. Sollte es aber noch Forscher geben, die das nicht anerkennen, so müssen sie sich darüber klar werden, daß an der Sache nicht das geringste geändert wird, wenn der Begriff Geschlechtschromosomen aus unseren Erörterungen gestrichen wird.

Wir haben nun weiterhin gesehen, daß die Geschlechtsfaktoren der verschiedenen Rassen typisch verschieden sind, obwohl jeder einzelne innerhalb seiner Rasse wie auch bei gewissen Kreuzungskombinationen sich wie ein normaler Geschlechtsfaktor verhält. Wir haben ferner gesehen, daß ein Männchen, das je einen Geschlechtsfaktor von zwei verschiedenen Rassen besitzt, sich wie eine Heterozygote verhält. Wir haben deshalb von unserer ersten Veröffentlichung an (1911) die Faktoren als M und **M** oder M, M_1, M_2 usw. bezeichnet und sie als das aufgefaßt,

was seitdem die Bezeichnung multiple Allelomorphe erhalten hat. Wir müssen uns nun darüber klar werden, daß damit allein nichts gewonnen ist. Wenn bei somatischen Faktoren, etwa bei verschiedenen Typen der Augenfarbe von Drosophila, multipler Allelomorphismus beschrieben wird, so ist dies eine Erweiterung mendelscher Erkenntnis, indem wir lernen, daß gewisse Faktoren, die stets dasselbe Organ beeinflussen, alle untereinander allelomorph sind. Wenn weiterhin bewiesen wird, daß sie alle den gleichen Prozentsatz von Korrelationsdurchbrechung zeigen, oder, in Morgans Ausdrucksweise am gleichen locus eines Chromosoms liegen, so ist dies ein weiterer Fortschritt, der an sich wichtig ist und außerdem die Perspektive einer weiteren physiologischen Analyse eröffnet. Wenn aber bei Geschlechtsfaktoren eine derartige Erscheinung gefunden wird, so besagt die Einreihung in die Kategorie des multiplen Allelomorphismus gar nichts: sie ist bloß eine Umschreibung für die Notwendigkeit, den Mendelschen Geschlechtssymbolen weitere unterscheidende Suffixe zuzufügen. Allerdings, wenn wir uns damit begnügen wollten, nachzuweisen, daß diese verschiedenartigen Geschlechtsfaktoren vererbt werden, also uns auf das engste Gebiet rein Mendelscher Analyse beschränken wollten, dann wäre mit diesen Fesstellungen der Fall erledigt und wir hätten zu den Mendelformeln nur die Erklärung hinzuzusetzen, welche Kombinationen was sind, um am Ende der Analyse angelangt zu sein.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, daß dies ein engherziges und unwissenschaftliches Verfahren wäre. Denn es ist auf den ersten Blick klar, daß hier eine Möglichkeit gegeben ist, einen Schritt über die symbolische Beschreibung eines Erbmechanismus hinauszugehen und zu einer weiteren Erkenntnis dessen zu gelangen, was ein Geschlechtsfaktor ist und wie er als Geschlechtsdifferentiator wirkt. Und ein solcher Schritt kann bereits auf Grund der rein genetischen Resultate ohne die Kenntnis der wichtigen, entwicklungsphysiologischen Tatsachen gemacht werden und ist von uns seit unserer ersten Veröffentlichung getan, wenn auch leider oft nicht richtig verstanden worden.

Wir haben gesehen, daß die Wirkung der verschiedenartigen Geschlechtsfaktoren, von denen das heterozygote Weibchen nur einen besitzt, sowohl von ihrer eigenen Beschaffenheit abhängig ist als auch vom genetischen Zustand des Eis. Da der letztere rein mütterlich vererbt wird, sprechen wir nicht von der genotypischen Beschaffenheit der Erbmasse des Eis, was auch sonst möglich wäre, sondern von der

mütterlichen Konstitution des Eis (Diskussion später). Das Resultat der Kreuzung ist also eine Funktion der beiden Variabeln mütterliche Konstitution des Eis-Geschlechtsfaktor. Wir haben dann weiterhin gesehen, daß diese Funktion eine quantitative ist, daß die Art des Resultats durch eine quantitative Relation der beiden Variabeln bedingt wird. Daraus folgt, daß die verschiedenen multipel-allelomorphen Geschlechtsfaktoren verschiedene quantitative Zustände des Geschlechtsdifferentiators sind und daß ebenso die verschiedene genetische Beschaffenheit des Eis verschiedene quantitative Zustände dieses darstellt.

Diese quantitative Auffassung, die uns von Anfang an den Schlüssel zum Problem geliefert hatte, ist inzwischen, glauben wir, mit mathematischer Sicherheit erwiesen worden. Wir haben in der vorhergehenden Darstellung der Versuche zur weiblichen Intersexualität sie durch die möglichst allgemeinen Ausdrücke stark-schwach zur Geltung gebracht. In unseren früheren Publikationen benutzten wir die Bezeichnung „Potenz" der Erbfaktoren. Wir müssen uns nun von Anfang an darüber klar werden, was dies besagt. Es besagt, daß die Beschreibung des Falles in Mendelschen Symbolen allein nicht genügt, auch nicht nach Einführung der Symbole für multiplen Allelomorphismus. Es besagt, daß zwar der **Verteilungsmodus** der Intersexualität so erklärt wird, daß aber, um das **Phänomen** der Intersexualität zu erklären — zunächst noch ohne physiologische Spezialvorstellungen — es nötig ist, den Geschlechtsfaktoren ein bestimmtes physiologisches Attribut zuzuerkennen, nämlich das der Quantität. Und solange wir den Fall ausschließlich genetisch betrachten, also mit den symbolischen Geschlechtsfaktoren arbeiten, ohne zu fragen, was sie physiologisch sind, benutzen wir auch für das Attribut der Quantität zunächst eine symbolische Bezeichnung, nämlich Potenz oder besser Valenz. So können wir denn auf Grund dieser notwendigen Erweiterung des Mendelschen Symbolismus den Fall genetisch analysieren, ohne konkrete physiologische Vorstellungen zu benutzen, die auf diesem Stadium der Untersuchung noch nicht erschlossen werden können. Wir nennen also jetzt die quantitative Beschaffenheit der Erbfaktoren, die bisher als Stärke und Schwäche figurierte, ihre Valenz. Wir haben aber auch gesehen, daß die genetische Beschaffenheit des Eis Stärke und Schwäche zeigt; ihr kommt also auch eine spezifische Valenz zu. Wir wissen nun ferner, daß, bei gleicher Ei-Beschaffenheit, die Valenz des Geschlechtsfaktors im heterozygoten Weibchen das Geschlecht nach der Männlichkeit hin

verschiebt (weibliche Intersexualität). Der Geschlechtsfaktor ist also der Differentiator für Männlichkeit M, und Mm = ♀ MM = ♂. Wir wissen weiterhin, daß bei gleichem Geschlechtsfaktor die Valenz des Eis entscheidet, ob das genetische Weibchen ein Weibchen bleibt oder intersexuell wird. Da wir ferner im nächsten Kapitel sehen werden, daß diese Valenz des Eis auch darüber entscheidet, ob ein Männchen nach der Weiblichkeit hin verschoben wird (intersexuelle Männchen), so muß diese Valenz etwas betreffen, was für die weibliche Differenzierung verantwortlich ist. Wir nennen es den Weiblichkeitsfaktor [F], wobei die Einrahmung die mütterliche Vererbung symbolisieren soll, und sehen dabei vor der Hand von der Frage ab, ob man überhaupt etwas, was mütterlich vererbt wird, als Erbfaktor behandeln darf oder ob noch eine andere Interpretation möglich ist. (s. u.) Es sind somit die kompletten Geschlechtsformeln:

[F] Mm = ♀ [F] MM = ♂

Und es ist ohne weiteres klar, daß bei einem gewöhnlichen Fall aus dem Gebiet der Geschlechtsvererbung [F] außer acht gelassen werden kann. Es wird aber ebenso wichtig wie M, sobald seine verschiedenen physiologischen Zustände sich bemerkbar machen, wie in unserem Fall, oder wenn wir untersuchen wollen, was der Geschlechtsdifferentiator eigentlich ist.

Es ist also die Situation bei der normalen Geschlechtsvererbung die, daß selbständige Faktoren für männliche und weibliche Differenzierung vorhanden sind. Bei männlicher Homozygotie, wie in unserem Fall, ist der Differentiator für Männlichkeit M, der bekannte Geschlechtsfaktor, der mit den X-Chromosomen übertragen wird. Der Weiblichkeitsfaktor [F] aber ist in jedem Ei in gleicher Weise vorhanden und wird rein mütterlich vererbt. (Wegen der Möglichkeit, daß dies nicht ein Geschlechtsfaktor ist, sondern etwas, das ein homozygotes Faktorenpaar FF beeinflußt, s. spätere Erörterungen.) Die Kontrolle des sich differenzierenden Geschlechts wird aber von den Faktoren ausgeübt, die die absolut höhere Valenz besitzen. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung ist in unserm Fall also der, daß jedes Ei den Differentiator für Weiblichkeit in gleicher Weise besitzt. Die Valenz des Männlichkeitsbestimmers ist nun genau so dosiert, daß eine Dose quantitativ geringer ist als die des Weiblichkeitsbestimmers, zwei Dosen aber größer; also Mm < [F], MM > [F]. (Das setzt natürlich voraus, daß die Valenzen von M und M sich in ihrer Wirkung beim Männchen einfach addieren;

wir werden dafür später den experimentellen Beweis liefern). Wir haben in früheren Arbeiten diese Situation derart veranschaulicht, daß wir ein angenommenes Maß für die Valenz einführten und mit willkürlich angenommenen Zahlen das Beispiel durchführten. Wir wollen dies hier wiederholen und machen nur darauf aufmerksam, daß diese willkürlichen Zahlenbeispiele späterhin eine sehr bestimmte Bedeutung bekommen werden.

Wir nehmen also an, daß die Valenzsituation für eine unserer schwachen Rassen die sei: $\boxed{F} = 80$ Valenzeinheiten $M = 60$ also $MM = 120$ Einheiten. Dann sind die Formeln für die beiden normalen Geschlechter;

$$\begin{array}{ll} \boxed{F}\,Mm = \text{♀} & \boxed{F}\,MM = \text{♂} \\ 80\ \ 60 & 80\,60\,60 \\ & \overline{120} \end{array}$$

Da nun Tiere existieren, die irgend eine Stufe zwischen den Geschlechtern einnehmen, die intersexuellen Individuen, so muß es einen Spielraum geben, innerhalb dessen das Überwiegen von M oder F noch nicht das andere Geschlecht bedingt, sondern ansteigende Zwischenstufen. Wir nehmen wieder willkürlich an, daß dieser Spielraum 20 Valenzeinheiten betrage; 20 Einheiten ist das epistatische Minimum, das nötig ist, um reine Geschlechter zu erzielen. Also:

$$\boxed{F} - M > 20 = \text{♀} \qquad MM - \boxed{F} > 20 = \text{♂}$$

Wenn wir dies vom Standpunkt der zweiten Gleichung betrachten, heißt es, daß der Wert des epistatischen Minimums e = Quantität des Männlichkeitsfaktors minus Quantität des Weiblichkeitsfaktors kleiner als — 20 sein muß, damit ein Weibchen entsteht und größer als + 20, um ein Männchen hervorzubringen. Und was dazwischen liegt, sind die intersexuellen Tiere. Wenn wir nun zum Zweck einer graphischen Darstellung die Werte von e auf einer Geraden auftragen, so erhalten wir folgendes Ergebnis (s. Fig. 18 S. 67):

Dies ist also genau die gleiche graphische Darstellung der Intersexualitätstypen, die wir schon früher benutzten.

Die weitere Durchführung ist nun geradezu selbstverständlich. Wenn die schwachen und starken Rassen sich durch die Valenz ihrer Geschlechtsfaktoren unterscheiden sollen, so müssen die starken Rassen eine analoge Formel zeigen, aber mit absolut höheren Werten. Wir könnten also etwa folgende Formeln aufstellen:

	schwache Rasse	starke Rasse
Weibchen	[F] Mm 80 60	[F] Mm 100 80
Männchen	[F] MM 80 60 60	[F] MM 100 80 80

Eine kurze Überlegung zeigt, daß alle die vorgeführten Resultate abgeleitet werden können. Die beiden reziproken Kreuzungen stark × schwach und schwach × stark wären etwa:

Stark Weibchen — schwach Männchen

P. [F] Mm — [F] M_1 M_1
100 80 — 80 60 60

F_1 [F] M_1 m = 100 60 = normales ♀ — [F] M M_1 = 100 80 60 = normales ♂

Schwach Weibchen × stark Männchen

P [F] M_1 m — [F] M M
80 60 — 100 80 80

F_1 [F] M m = 80 80 = mittelinters. ♀ e = 80—80 = 0 — [F] M M_1 = 80 80 60 = normales ♂

Es ist klar, daß mit diesen Formeln jedes der Kreuzungsresultate symbolisiert werden kann. Wenn [F] der schwachen Rasse = 80, so werden unsere 5 weiblichen Intersexualitätsklassen erzielt durch Kreuzung mit starken Rassen, deren M = 60—68, 68—76, 76—84, 84—92, 92—100 ist. Mehr als 100 ergibt völlige Geschlechtsumkehr.

Diese Ausführungen zeigen also, daß die Zufügung des Valenzbegriffs zum Mendelschen Symbolismus genügt, um die formalistische Interpretation der genetischen Tatsachen durchzuführen. Aber auch hier können wir bereits ihre Grenze erkennen. Wir werden uns ja bald mit den intersexuellen Männchen zu beschäftigen haben. In dem gegebenen Schema aber müßten intersexuelle Weibchen und Männchen reziproken Grades (etwa ♀ stark I und ♂ schwach I) nicht unterscheidbar sein. Sie sind aber in Wirklichkeit durchaus verschieden. Keine genetische Analyse vermöchte dafür die richtige Erklärung zu finden, denn sie ist entwicklungsphysiologischer Natur.

Man könnte nun mit scheinbarem Recht einwerfen, daß es doch gar keinen Sinn habe, die Zeit mit mendelistisch-symbolischen Erklärungen zu vergeuden, wenn später doch eine physiologische Erklärung abgeleitet werden soll. Das wäre aber u. E. ebenso verkehrt, als wenn von

mendelistischer Seite aus das Problem mit der Einordnung in die Gruppe des multiplen Allelomorphismus als erledigt bezeichnet würde. Es liegen hier eben aufs engste verstrickt ein genetisches und ein entwicklungsphysiologisches Problem vor, deren Lösung in enger Gemeinsamkeit geschehen muß. Und es ist dringend nötig, daß man sich darüber klar wird, an welcher Stelle allmählich die genetische Seite in die physiologische übergeht. Und dies erfordert, daß die genetische Analyse, in ihrer Sprache, soweit gefördert wird, als die Tatsachen erlauben. Wir halten diesen Punkt für sehr wichtig. Denn es hat sich oft gezeigt, daß Physiologen den genetischen Studien über den Mechanismus der

Fig. 18 (zu S. 65).

Vererbung skeptisch, wenn nicht feindlich, gegenüberstehen. Umgekehrt gibt es Genetiker die es ablehnen, das Studium des Erbmechanismus irgendwie zu entwicklungsphysiologischen Dingen in Beziehung zu setzen. Wir gehen aber so vor, daß wir das Problem genetisch und physiologisch studieren und so die dringend benötigte Beziehung zwischen Mechanik der Vererbung und Physiologie der Vererbung herstellen. Wir glauben damit nicht nur das Geschlechtsproblem, sondern auch die gesamte Vererbungslehre einen Schritt weiter zu führen.

VII. Die Extraweibchen und das Problem Plasma oder Y-Chromosom?

Wir müssen nun nochmals auf den mütterlich vererbten Faktor [F] zurückkommen. Während für M nach dem gesamten genetischen Material kein Zweifel herrschen kann, daß es der allgemein angenommene

X-Chromosom-Geschlechtsfaktor ist, ist die Sachlage für F nicht so einfach. Sicher ist, daß etwas vorhanden ist, das eine variable Valenz hat und in quantitativer Weise mit der Valenz der Geschlechtsfaktoren zusammenarbeitet. Sicher ist, daß dies Etwas mütterlich vererbt wird und daß es mit der weiblichen Determination zu tun hat. Zwei Dinge müssen aber nun geklärt werden: 1. Was bedeutet mütterliche Vererbung und 2. ist [F] wirklich ein Erbfaktor im üblichen Sinn?

Was nun die mütterliche Vererbung anbetrifft, so ist die nächstliegende Annahme die, daß sie identisch ist mit plasmatischer Vererbung. Irgend eine Entscheidung, ob dem so ist, ist kaum zu treffen, da wir kein anderes Kriterion für plasmatische Vererbung aufstellen können als ihren mütterlichen Typus. Es ist aber auch eine zweite Möglichkeit gegeben, nämlich daß mütterliche Vererbung identisch ist mit Vererbung im Y-Chromosom. Denn das Y-Chromosom — und L. dispar besitzt eine nicht unterscheidbare XY-Gruppe — wird ja auch stets von Mutter auf Ei übertragen. Es fehlt dann allerdings nach den Reifeteilungen den männlichen Eiern: aber es ist nichts gegen die Annahme einzuwenden, daß es seine Wirkung bereits während der Wachstumsperiode des Eies ausübt, somit sein Produkt, die spezifische Beschaffenheit des Ei-Protoplasmas, für jedes reife Ei identisch ist, genau wie man es mutatis mutandis für andere sichtbare spezifische Eibeschaffenheiten auch annehmen muß.

Was nun für die protoplasmatische Vererbung unmöglich ist, nämlich einen strikten genetischen Beweis zu erbringen, ist für das Y-Chromosom möglich, nachdem Bridges den Weg gezeigt hat[1]). Bridges bewies bei Drosophila das Vorkommen von „Nichtauseinanderweichen" (non-disjunction) der Geschlechtschromosomen bei der Reifeteilung des heterozygoten Geschlechts. So kommen Gameten XY und O zustande. Ein Gamet XY mit X des homogameten Geschlechts gibt Individuen X X Y. Diese aber bilden meistens Gameten X und XY, aber auch einige XX und Y. Wenn nun geschlechtsbegrenzte Charaktere bekannt sind (die mit dem X-Chromosom vererbt werden), so läßt sich aus der Erbanalyse die Verteilung dieser Gameten beweisen, wie es Bridges so glänzend durchführte. In unserm Fall haben wir nun keine geschlechtsbegrenzten Mutationen: wir haben aber ein anderes Mittel solcher Analyse.

[1]) Bridges, C. B. Non-disjunction as proof of the Chromosome-theory of heredity. Genetics I, 1916.

Wir erinnern uns wieder an die „Extraweibchen", die gelegentlich in Zuchten mit völliger Geschlechtsumkehr auftraten. In einem einzigen Fall waren es 9 auf einmal, sonst immer ein einziges, das als allerletztes Individuum ausschlüpfte. Wenn wir nach einer Erklärung für diese Ausnahmen suchen, so scheinen uns drei Möglichkeiten gegeben. (Wir erinnern uns, daß es sich um Kreuzungen schwach Weibchen × stark Männchen, z. B. Schnei × Ao handelte):

1. Es wäre möglich, daß sich gelegentlich ein paar Eier parthenogenetisch entwickeln. Wir haben an anderer Stelle einen solchen Fall vom Schwammspinner beschrieben[1]) und gezeigt, daß Weibchen und Männchen aus einer solchen Zucht entstehen. Bei der Kreuzung schwach ♀ × stark ♂ wären also parthenogenetisch entstandene Weibchen reine Weibchen der schwachen Rasse. F_2 aus solchen Weibchen gezogen, müßte sich dann genau so verhalten wie die Rückkreuzung schwach × (schwach × stark), also ♂ (+ ♀) : ♀ = 3 : 1. Somatische Mendelcharaktere müßten spalten 1 : 1.

2. Es wäre möglich, daß „Nichtauseinanderweichen" der Geschlechtschromosomen in der Spermatogenese vorkäme. Dann entständen Spermatozoen XX und O. Die letzteren würden mit Eiern X, also Männcheneiern die Kombination XO ergeben, also Weibchen, wenn die Entwicklung ohne Y-Chromosom möglich ist. In bezug auf Geschlechtsverhältnisse wären diese Weibchen identisch mit den schwachen Weibchen, aber somatisch wären sie Bastarde. F_2 hieraus müßte also ebenso sein wie im vorigen Fall; somatische Mendelcharaktere müßten aber im Verhältnis von 3 : 1 spalten.

Wenn wir die F_2-Zuchten, die aus zwei von den 9 Extraweibchen von Dd 1912 gewonnen waren, nämlich T 6 und T 8 analysieren, so ergeben sie:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
T 6 1913	58	147
T 8 1913	61	85

In beiden Fällen sind keine intersexuellen Tiere vorhanden. Dagegen zeigt die erstere Zucht das Verhältnis von 3 ♂ : 1 ♀. Warum aber die zweite nicht? Leider sind keine somatischen Charaktere vor-

[1]) Goldschmidt, R. On a case of facultative parthenogenesis etc. Biol. Bull. 32, 1917.

handen, die eine monohybride Spaltung zeigen, so daß auch dieser Punkt versagt. Eine Entscheidung ist also z. Z. unmöglich.

3. Es wäre möglich, daß „Nichtauseinanderweichen" im heterozygoten Geschlecht gelegentlich vorkommt. Es würden also Eier XY und O gebildet. Ein Ei XY mit Sperma X befruchtet, gibt Männchen X X Y. Diese Männchen bilden meist Sperma X—XY, aber auch einige wenige Spermien XX und Y, analog dem Drosophilafall.

Wenn nun unter der starken Rasse sich solche xxy-Männchen befinden, und sie zur Befruchtung benutzt werden, so sind folgende Möglichkeiten gegeben:

(Wir bezeichnen die Chromosomen der starken Rasse mit X_1, Y_1.)

1. Ei X mit Sperma X_1 = ♂ XX_1.
2. Ei X mit Sperma $X_1 Y_1$ = ♂ $XX_1 Y_1$.
3. Ei X mit Sperma $X_1 X_1$ = ♂ $XX_1 X_1$.
4. Ei X mit Sperma Y_1 = ♀ $X Y_1$.
5. Ei Y mit Sperma X_1 = ♂ (Geschlechtsumkehr $Y X_1$)
6. Ei Y mit Sperma $X_1 Y_1$ = ♂ (Geschlechtsumkehr $Y Y_1 X_1$.)[1])
7. Ei Y mit Sperma $X_1 X_1$ = ♂ $X_1 X_1 Y$.
8. Ei Y mit Sperma Y_1 = wohl unmöglich.

Nr. 4 wäre somit das Extraweibchen. Es ist nun klar, daß hier die Möglichkeit gegeben ist, zu entscheiden, ob F im Plasma vererbt wird oder im Y-Chromosom. Denn hier hätten wir ein Weibchen mit dem Plasma der schwachen Rasse dem X-Chromosom (Geschlechtsfaktor M) der schwachen Rasse, aber dem Y_1-Chromosom der starken Rasse. Ist also [F] im Plasma, dann muß das Weibchen sich weiterhin verhalten wie jedes schwache Weibchen, also wie in Annahme 1 und 2. Ist aber [F] im Y-Chromosom, dann muß dieses Weibchen sich sexuell genau verhalten wie ein F_1-Weibchen aus der reziproken Kreuzung stark ♀ × schwach ♂, nämlich stark [F] mit schwach M. Somatisch aber wäre es in beiden Fällen ein Bastardweibchen.

Wir haben nun ein absolutes Kriterion für die Unterscheidung der F_2-Generation (stark < schwach)[2] bei den Rassen, die hier in Betracht kommen. Bei dieser Kombination tritt nämlich unfehlbar in F_2 männliche Intersexualität auf, falls es sich um starke japanische und schwache deutsche Rassen handelt, was bei der Rückkreuzung schwach · (schwach · stark) nie der Fall ist. Handelt es sich aber um Hokkaido-

[1]) Oder wären dies auch Weibchen, nämlich wenn Y noch nach der Befruchtung wirken könnte? Die letztere Annahme ist wohl unmöglich.

kreuzungen, dann ist für F_2 großer Weibchenüberschuß charakteristisch und gelegentlich auch das Auftreten eines intersexuellen Männchens. Die Situation ist also:

1. [F] im Plasma dann F_2 aus Extraweibchen = schwach · (schwach · stark).

2. [F] im Y-Chrom. dann F_2 aus Extraweibchen = (stark · schwach)^2

Wenn wir nun die Kreuzung, die die 9 Extraweibchen ergab, daraufhin betrachten, so ist es sicher, daß sie nicht dem zweiten Fall entspricht, denn keine intersexuellen Männchen sind in F_2 vorhanden, obwohl sie in F_2 der reziproken Kreuzung richtig da sind. Dieser Fall kann also unter irgend eine der drei Hauptmöglichkeiten fallen und ist deshalb weder positiv noch negativ zu verwerten. Wir sind ohnehin geneigt, ihn als etwas Besonderes zu behandeln, da ja sonst immer nur ein einziges, höchstens zwei Extraweibchen vorkamen. Von diesem letzteren typischen Fall besitzen wir nun nur eine F_2-Zucht mit deutschen Rassen, die ja sehr schwer zu erhalten ist. Es ist die Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 29	(Schnei · Ao) Extraweibchen · (Ao × Schnei)	5	11	1

Hier tritt nun ein intersexuelles Männchen auf. Obwohl es nur eine Zucht ist, muß ihr trotzdem eine sehr große Bedeutung zuerkannt werden, da unter all den vielen Zuchten, die dieser Studie zugrunde liegen, nichts Vergleichbares vorgekommen ist. Um es deutlicher zu machen, stellen wir diese Zucht mit den (stark · schwach)^2-Zuchten zusammen, die im gleichen Jahrgang ausgeführt wurden:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 28	(Ao · Schnei)^2	4	16	2
W A 29	(Schnei × Ao) × (Ao × Schnei)	5	11	1
W A 30	(Ao × Schnei) × (Schnei × Ao)	2	1	1
W A 31	(Ogi · Schnei)^2	5	9	1

Dies Resultat wird aber vollständig bestärkt durch die Ergebnisse an Extraweibchen, die aus der Kreuzung Hokkaido · Tokyo hervor-

gegangen waren. Aus den beiden Extraweibchen von der oben genannten Zucht M 16,32 wurde F_2 gezogen. Das Resultat ist:

M 17,41	32 ♀	25 ♂
M 17,42	43 ♀	17 ♂
	75 ♀ :	42 ♂ = ca. 2 ♀ : 1 ♂

Dies ist ein typisches Resultat für (Tok + Hok)^2 (das erst bei der männlichen Intersexualität erklärt wird), spricht also für die Lagerung von [F] im Y-Chromosom. Die daraus erhaltenen F_3-Resultate sind noch bezeichnender. Unter der Annahme, daß [F] im Y-Chromosom gelagert ist, haben alle diese F_2-Weibchen das starke [F]. Die Chromosomenbeschaffenheit aber ist:

1. ♀ mit schwach (Hok) X.
2. ♀ mit stark (Tok) X.
3. ♂ mit zwei schwachen (Hok) X.
4. ♂ mit einem schwachen (Hok) und einem starken (Tok) X.

F_3 kann also außer den genetischen Weibchen ergeben in verschiedenen Zuchten:

a) Männchen schwach (Hok) schwach (Hok). Wir werden später sehen, daß diese alle in Weibchen umgewandelt werden.
b) ½ desgl., ½ Männchen schwach-stark, also 3 ♀ : 1 ♂.
c) alle Männchen stark-schwach. Das Geschlechtsverhältnis wird nicht beeinflußt.
d) ½ Männchen stark-stark, ½ Männchen stark-schwach, ebenso.

Bei dem Typus b und c darf außerdem gelegentlich ein intersexuelles Männchen erscheinen. Die F_3-Resultate aber sind:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 18,82	55	27	1
M 18,83	31	14	
M 18,84	34	31	
M 18,85	41	20	
M 18,86	21	21	

Es fehlt der Typus a, die anderen sind vertreten. Auch hier tritt wieder ein intersexuelles Männchen auf, das in den hunderten von Versuchen nie erschien, wenn nicht „starkes" Plasma resp. Y-Chromosom vorlag (außer wenn eine südjapanische Rasse involviert war).

2. Anmerkung bei der Korrektur.

Wir sind in der angenehmen Lage festzustellen, daß sich in den oben S. 44 bereits erwähnten Arbeiten von Schweitzer wieder eine glänzende Bestätigung für die hier durchgeführte Analyse findet. Auch Schweitzer züchtete eine F_2 von einem Extraweibchen und erhielt aus 40 abgelegten Eiern 17 ♀, 18 ♂, 2 ♂ J. Also das gleiche Resultat wie wir. Dies spricht natürlich sehr dafür, daß es typisch ist, ferner, daß unsere Erklärung des Falles richtig ist, und schließlich, daß F im Y-Chromosom vererbt wird.

Wenn es auch besser ist, zunächst noch zurückhaltend zu sein, bis es uns gelungen ist, eine vollständige Analyse dieser Extraweibchen durchzuführen, so müssen wir doch gestehen, daß die Annahme, daß [F] im Y-Chromosom vererbt wird, uns im Augenblick mehr Aussicht zu haben scheint, und das, obwohl die plasmatische Vererbung uns theoretisch sympathischer wäre. (Natürlich könnte man auch eine analoge Erklärung mit Mutation in F durchführen. Dann bliebe aber die Spezifität des Resultats für die Schnei- und Hok-Kreuzungen unerklärt.)

Wenn nun die Erklärung der einzelnen Extraweibchen richtig ist, dann sollte man auch sonst vielleicht imstande sein, Spuren einer entsprechenden Abnormität der Befruchtung zu finden. Das würde bedeuten, daß in analoger Weise Extraweibchen auch bei anderen intersexuellen F_2 vorkommen sollten. Bei den niedersten Stufen der Intersexualität kommt dies tatsächlich vor, wie die dort genannten Zuchten mehrmals zeigen. Hier läßt sich aber nicht sagen, ob diese Weibchen nicht vereinzelte normale Minustiere sind. In den Stufen mittlere und starke Intersexualität ist aber bisher noch kein solcher Fall eingetreten. Es liegt aber noch eine zweite Möglichkeit vor, nämlich die Kreuzungen stark × schwach. Wenn hier die schwache Rasse ein Y-Spermatozoon produzierte, so fände sich in F_1 ein Weibchen mit dem X der starken und dem Y der schwachen Rasse. Es wäre somit intersexuell und zwar müßte es den Intersexualitätstypus der reziproken Kreuzung zeigen. Wir besitzen einen einzigen Fall, der so erklärt werden kann und sonst jeder Erklärung spottet. Es ist:

T 20 Japonica X × Japonica Br ♂
30 ♂ 46 ♀ 1 ♀ schwach I 1 ♀ stark I

Die Kreuzung dürfte nur normale Weibchen geben, während die reziproke Kreuzung (s. früher) schwach intersexuelle Weibchen gibt. Das eine Extraweibchen schwach I hat in der Tat genau diesen Typus, dagegen bleibt das zweite stark intersexuelle Weibchen zunächst unver-

ständlich. Wir müssen also mit der definitiven Entscheidung des Falles auf weiteres Material warten.

Die zweite Frage, die wir uns vorgelegt hatten, war: Ist [F] ein richtiger Geschlechtsfaktor oder etwas anderes? Die Frage kann an dieser Stelle unserer Untersuchung noch nicht beantwortet werden. Es wäre ja denkbar, daß das, was die weibliche Differenzierung bewirkt, die übrige genotypische Beschaffenheit des Keimplasmas ist, die wir als homozygoten Faktor FF symbolisieren können. Was wir [F] nannten, wäre dann z. B. etwas, das die Wirkung von FF irgendwie quantitativ beeinflußt. Es ist klar, daß eine weitere Diskussion hierüber erst ausgeführt werden kann, wenn wir mit den entwicklungsphysiologischen Tatsachen bekannt geworden sind. Wir werden übrigens bei der männlichen Intersexualität dem gleichen Problem wieder begegnen.

6. Versuche über männliche Intersexualität.

Wir haben gesehen, daß eine Serie männlicher Intersexualität existiert, die, analog der weiblichen Serie, von einem normalen Männchen durch die Intersexualitätsstufen hindurch zur Geschlechtsumwandlung genetischer Männchen in Weibchen führt. Die Analyse dieses Phänomens gestaltet sich nun ungleich schwieriger als die der weiblichen Intersexualität und kann auch bis jetzt noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden. Wenn auch das Prinzip klar ist, so sind noch manche Einzelheiten zu klären, deren völlige Analyse hauptsächlich durch die verwickelten äußeren Umstände verhindert wurde, unter denen diese Untersuchung durchgeführt wurde.

Männliche Intersexualität wurde bisher auf drei verschiedene Arten erhalten, die getrennt besprochen werden sollen.

I. Erste Serie.

In dieser Serie handelt es sich um Kombinationen, die direkt denen gegenübergestellt werden können, in denen weibliche Intersexualität erzeugt wird. In den hier zu besprechenden Fällen ergibt die Kreuzung zweier japanischer Rassen in F_1 nur normale Weibchen und nur intersexuelle Männchen. Infolge eines eigenartigen Mißverständnisses ist diese Kreuzung nur zweimal ausgeführt.

Als ich 1914 in Tokyo arbeitete, berichtete mir Dr. Machida, Toyamas Assistent, daß er bei einer Kreuzung der einheimischen dispar-

Rasse mit einer Rasse von Hokkaido in einem Fall lauter intersexuelle Männchen neben normalen Weibchen erhalten hatte, und zeigte mir die betreffenden Stücke. Unter den vielen Kreuzungen zwischen verschiedenen japanischen Rassen, die ich damals ausführte, fand sich nun eine einzige, nämlich die zwischen Weibchen von Fukuoka auf der südlichen Insel Kiushiu und Männchen von der nördlichsten Insel Hokkaido, die genau dieses Resultat ergab. Da Dr. Machida die Absicht ausgesprochen hatte, den Fall weiter zu analysieren, so sah ich davon ab, das gleiche zu tun und benutzte die Kreuzungen zunächst nur zu anderen Zwecken, sowie zur entwicklungsphysiologischen Analyse. Nach mehrjähriger Arbeit entschloß sich dann Machida, die Arbeit aufzugeben, da die Analyse hoffnungslos erschien, und übergab mir sein Material, das sich nun hier eingereiht findet. Seine Stammbäume ergeben nun eine sehr einfache Lösung der Schwierigkeiten. Wir erinnern uns von früher, daß die Kreuzung der Tokyo-Rasse (unsere sind bezeichnet als Ogi und Saitama, beides nahe Tokyo) mit der Hokkaidorasse ergeben hatte: Tok ♀ × Hok ♂ = beide Geschlechter normal; Hok ♀ × Tok ♂ = nur Männchen (Geschlechtsumkehr). Machida hatte nun mit 22 Einzelkreuzungen begonnen. Nur eine von diesen aber gab das obige Resultat in bezug auf männliche Intersexualität, alle anderen ergaben das Resultat, das wir eben als typisch bezeichneten. Und in den Wiederholungen des Versuchs in den kommenden Jahren blieb es so genau wie in unseren eigenen Zuchten. — (Die betreffenden Zuchten sind an ihrem richtigen Platz früher eingereiht mit der Initiale M). So kam es denn, daß eine Analyse jener männlichen Intersexualität unmöglich wurde, da bei der weiteren Arbeit in Wirklichkeit verwickelte Tripelkreuzungen vorlagen, oder aber Kreuzungen ganz anderer Art. Auf Grund unserer inzwischen ausgeführten Analyse ist es aber ohne weiteres möglich das Material zu entwirren. Tatsächlich stimmen die Resultate in jedem Punkt mit unseren überein, wenn die Nachkommen jener einzigen Linie M 8,13 von dem übrigen Material getrennt werden.

Es fragt sich nun, wie das Resultat jener einzigen Zucht zustande kam. Denn es ist von vornherein verdächtig, da bestimmte Rassenkreuzungen stets ein typisches Resultat ergeben. Wir vermuten folgende Erklärung: Machidas Material stammte teilweise aus dem Areal der landwirtschaftlichen Hochschule in Komaba. In den ausgedehnten Gründen dieser Anstalt sind aber botanische und forstliche Gärten eingeschlossen und damit die Möglichkeit gegeben, daß mit aus dem Süden

gebrachten Bäumen[1]) ein Gelege der südlichen Form eingeführt wurde, von der zufällig ein Weibchen verwandt wurde. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird dadurch erhöht, daß unter den zahlreichen Kreuzungen Machidas Hok ♀ × Tokyo ♂, die stets Geschlechtsumkehr ergibt, sich Fälle befinden aus dem gleichen Jahr 1913 (und nur diese zwei unter Dutzenden), in denen die Resultate waren:

Bezeichnung	Weibchen	Männchen		Männchen		Weibchen
M 6,13	9	42				
M 7,13	11	23				
	20	65	=	3	:	1

Dies Resultat wird aber erwartet, wenn das zur Kreuzung verwandte Tokyo-Männchen heterozygot war mit einer schwachen Rasse (s. o.) und die Rasse Fukuoka verhält sich tatsächlich in dieser Beziehung wie eine schwache Rasse. Nun wurden aber glücklicherweise Weibchen wie Männchen dieser beiden Kreuzungen weiter gekreuzt und die Resultate bewiesen mit absoluter Sicherheit, daß die Erklärung richtig ist.

Ist dem so, dann sind die Erwartungen für F_2 folgende: Plasma (oder Y-Chromosom) immer schwach. Wenn wir die südliche Rasse mit Fuk bezeichnen, haben alle F_1-Weibchen das schwache x-Chromosom von Fuk. (Die mit Tok sind ja in Männchen umgewandelt.) Die F_1-Männchen sind zur Hälfte schwach (Hok) — schwach (Fuk), zur anderen Hälfte schwach (Hok) — stark (Tok). Die F_2-Erwartung ist also:

a) wenn erstere Männchen befruchten: nur schwache X-Chromosomen, d. h. normales Geschlechtsverhältnis, das in allen weiteren Generationen bleibt.

b) wenn die zweite Sorte befruchtet, $^1/_2$ Weibchen mit schwach X (Hok), $^1/_2$ mit stark X (Tok) = Geschlechtsumkehr, also wieder 3 ♂ : 1 ♀[1]).

[1] Die Japaner sind bekanntlich Spezialisten im Transport ganzer Bäume.

Die F_2-Resultate zeigen tatsächlich beide Typen:

Bezeichnung	Männchen	Weibchen
M 14,37	80	56[1]
M 14,38	31	48
M 14,50	78	35[1])
M 14,54	2	6
M 14,55	15	11
M 14,56	11	13
M 14,58	39	25
M 14,59	48	31
M 14,61	12	8

F_3 wurde aber nur aus Zuchten ohne starken Männchenüberschuß gewonnen. Das Sexualverhältnis bleibt entsprechend konstant, nämlich:

Bezeichnung	Männchen	Weibchen
F 3 M 15, 80—86	63	66
F 4 M 16, 78—83	54	46
F 5 M 17, 85—92	268	249
F 6 M 18, 104—107	134	138

Man vergleiche all dies mit den früher gegebenen Tatsachen um zu erkennen, daß die Interpretation das Richtige trifft.

Um also zu rekapitulieren: Sämtliche Kreuzungen der Tokyo- und verwandter Rassen mit der Hokkaidorasse geben das gleiche Resultat. Nur eine Ausnahme M 8,13 kam vor aus der Kreuzung Tok ♂ Hok ♀ und zwei M 6,13, M 7,13 aus der reziproken. Diese drei Ausnahmezuchten, die sich nie wiederholten, stammten von Individuen, die im Freien in einem landwirtschaftlichen Garten gleichzeitig gesammelt waren. Ihr Verhalten war genau das wie bei der Kreuzung Fuk ♂ Hok ♀ zu erwartende und wenn ihre Nachkommen aus den Stammbäumen herausgenommen werden, so bleiben alle weiteren Generationen den Erwartungen treu. Sie sind also im Folgenden mit der Fukuokarasse zusammen behandelt.

Es braucht wohl kaum noch hinzugefügt zu werden, daß es für die genetische Analyse bedeutungslos ist, ob diese Interpretation von Machidas Ausnahmefall richtig ist oder nicht. Denn wenn es sich nicht

[1]) s. frühere Erörterungen über dieses Zahlenverhältnis.

um ein Individuum einer eingeführten Rasse handelt, dann lag eben ein mutiertes Individuum vor, was genetisch auf das Gleiche hinauskommt. Die Tatsachen dieser Serien sind nun die folgenden:

A. Weibchen vom Typus der Fukuoka-Rasse gekreuzt mit Männchen von Hokkaido ergeben in F_1 nur normale Weibchen und intersexuelle Männchen. Die Weibchen sind beträchtlich in der Überzahl. Die intersexuellen Männchen zeigen eine außerordentliche Variabilität von normalen Männchen als Minusindividuen bis hinauf zu starker Intersexualität. Die Mehrzahl gehört letzterer Kategorie an.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Inters. Männchen	Männchen
V A 44	Fuk ♀ Hok ♂	37	18	1
M 8,13	Fuk (Tokyo?) × Hok ♂	177	82	

Der Typus und die Variabilität der Männchen ergibt sich aus der Taf. 10 Fig. 161—167. Ihre anatomische Analyse ist im entwicklungsphysiologischen Teil gegeben. Das eine normale Männchen fassen wir als ein extremes Minusindividuum der Variationsreihe auf. Das Maß der Variabilität ist ein außerordentlich hohes, viel größer als in den Fällen weiblicher Intersexualität. Nur die Minusindividuen unter den intersexuellen Männchen sind fruchtbar und liefern Nachkommenschaft, was die weitere Analyse sehr erschwert.

B. Die reziproke Kreuzung Hok ♀ × Fuk ♂ ist normal.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 43	Hok ♀ Fuk ♂	39	85
V A 52	Hok ♀ Fuk ♂	12	15
V B 55	Hok ♀ Fuk ♂	23	24
V B 56	Hok ♀ Fuk ♂	34	49
	Summa	108	173

Da die Rasse Hokkaido mit Männchen der starken Rassen gekreuzt stets irgendeine Form weiblicher Intersexualität erzeugt, so folgt aus diesem Resultat, daß die Rasse Fukuoka, ebenso wie die früher besprochenen südjapanischen Rassen Kumamoto, Kyoto, zu den „schwachen" Rassen gehört. Die zur weiteren Kontrolle benötigten F_2- und Rückkreuzungen hieraus fehlen bei mir; Machidas Zuchten können aber nicht

direkt benutzt werden, da in dieser Kombination die Tokyorasse involviert ist. Wird dem Rechnung getragen, dann stimmen sie mit den Erwartungen, wie bereits gezeigt, überein.

C) Die Rasse Fukuoka gibt, wenn mit der schwachen deutschen Rasse Schneidemühl (die sich in Bezug auf weibliche Intersexualität wie Hokkaido verhält) gekreuzt, nur normale Nachkommenschaft. Das Resultat A ist also spezifisch für die Rasse Hokkaido.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
V A 9	Schnei · Fuk	67	113
V A 27	Schnei · Fuk	15	20
V B 34	Schnei × Fuk	53	78
V B 42	Schnei × Fuk	51	86
V A 10	Fuk · Schnei	9	33
V B 35	Fuk × Schnei	43	46
W A 8	(Schnei × Fuk)^2	1	5
W A 10	(Schnei × Fuk) × (Fuk × Schnei) .	3	2
W A 11	(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk) .	5	2
	Summa	247	285

D. F_2 aus Fuk × Hok mit intersexuellen F_1-Männchen ergibt wieder normale Weibchen und intersexuelle Männchen, mit noch stärkerem Überwiegen der Weibchen.

Es liegen nur wenige dieser schwer zu erhaltenden Zuchten vor; die aber später durch die Tripelkreuzungen ergänzt werden:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Intersexuelle Männchen
M 60, 14	(Fuk (Tokyo?) · Hok)^2	19	3
M 41, 14	(Fuk (Tokyo?) × Hok) × (Hok × Fuk)	96	1
Y A 51	(Fuk. × Hok) × (Hok × Fuk)	2	
	Summa	117	4

Dazu kommen zwei kleine F_3-Zuchten aus der oben genannten F_2 M 60, 14, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen
M 77, 15	(Fuk (Tokyo?) × Hok)^3	6
M 78, 15	(Fuk (Tokyo?) × Hok)^3	2

E. Die Rückkreuzung von F_1-Weibchen Fuk × Hok mit Männchen der Hokkaidorasse ergibt nur Weibchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen
M 16, 14	(Fuk (Tokyo?) × Hok) × Hok	49
M 35, 14	(Fuk (Tokyo?) × Hok) × Hok	34

Dies Resultat wird später durch die komplexen Kreuzungen bestätigt.

F. F_2- oder Rückkreuzungen von intersexuellen Männchen von F_1 Fuk × Hok mit Weibchen der Hokkaidorasse oder solchen, deren Mutter dieser Rasse angehörte, ergibt nur normale Nachkommenschaft.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 20, 14	Hok × (Fuk × Hok)	20	43
M 40, 14	(Hok × Tokyo) × (Fuk × Hok) . . .	59	49
M 42, 14	(Hok × Tokyo) × (Fuk × Hok) . . .	37	36
M 66, 14	(Hok × Tokyo) × (Fuk × Hok) . . .	44	63
	Summa	160	191

In all diesen Fällen war der Vater ein intersexuelles Männchen von M 8, 13 (s. unter A.).

G. Betrachten wir diese Resultate ganz allgemein unter Anwendung der Gesichtspunkte, die sich bei der Analyse der weiblichen Intersexualität ergeben hatten, so zeigen sich ohne weiteres folgende Punkte völlig klar. Männliche Intersexualität tritt in dieser Serie nur auf, wenn die Mutter oder mütterliche Großmutter der Fukuokarasse angehört, oder mit anderen Worten, wenn das zum Männchen sich entwickelnde Ei Fukuoka-Protoplasma besitzt und dieses sich mit einem Hokkaido-Geschlechtschromosom kombiniert, neben einem Fukuoka-Geschlechtschromosom. Wenn aber Fukuoka-Plasma mit zwei Hokkaidochromosomen kombiniert ist, werden sämtliche genetische Männchen in Weibchen verwandelt. Von dem Versuch einer Erklärung dieser Regel sehen wir zunächst ab. Tatsächlich hatten wir diese Regel bereits als Notwendigkeit aus der Tatsache der F_1-Intersexualität im Vergleich mit weiblicher Intersexualität abgeleitet, bevor wir Machidas sie bestätigende

Resultate erhielten[1]). Die folgenden Versuche hatten die schönste Bestätigung ergeben:

Im Jahre 1916 ergab sich die Notwendigkeit, einige ergänzende morphologische Untersuchungen an stark intersexuellen Männchen auszuführen. Unglücklicherweise war aber die Rasse Fukuoka, die sie liefern mußte, wenn mit Hokkaidomännchen gekreuzt, ausgestorben. Wir fühlten uns aber völlig sicher, daß sie erhalten werden können, wenn irgend welche Weibchen, die in der mütterlichen Linie von Fukuoka abstammen, mit Männchen gekreuzt würden, die ein Hokkaidogeschlechtschromosom enthalten. Ferner erwarteten wir, daß eine Kombination solcher Weibchen mit Männchen, derart, daß die resultierenden Männchen nur zwei Hokkaidogeschlechtschromosomen bekommen konnten, ausschließlich Weibchen liefern durfte. Beide Erwartungen wurden vollauf bestätigt, wie die folgenden Ergebnisse zeigen:

Y A 50 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × Hok 4 ♀ 6 ♂ I

Von 30 Ausgangstieren dieser Zucht, die in Einzelgläsern gehalten wurden, starben 20 an Polyederkrankheit. Die übrigen ergaben das erwartete Resultat, da bei den Männchen Fukuoka-Protoplasma mit einem Hokkaido-X-Chromosom kombiniert wurde. Das andere X-Chromosom konnte Schnei oder Fuk sein.

Y A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Schnei × Ho) × (Ho × Schnei)] 7 ♀ 11 ♂ I 3 ♂ (Sterblichkeit 9)

Dazu noch aus dem nicht individuellen Rest der Zucht

	14 ♀	2 ♂	13 ♂ I
zusammen	21 ♀	5 ♂	24 ♂ I

Das Protoplasma war Fukuoka. Die Geschlechtschromosomen der Männchen waren von mütterlicher Seite entweder Fuk oder Schnei und dazu von väterlicher Seite entweder ein Hokkaido oder zur Hälfte ein Hokkaido-, zur Hälfte ein Schneidemühl-Chromosom. Unter allen Umständen mußte Fukuoka-Plasma mit einem Hokkaido-Chromosom vorkommen und die stark intersexuellen Männchen liefern. Die Erklärung für die normalen Männchen kann erst später gegeben werden.

Drei weitere Kreuzungen dieser Art gaben die erwarteten intersexuellen Männchen: sie können aber erst später analysiert werden. Es sind:

[1]) Machidas Bericht erhielten wir im Februar 1918. Die hier zu besprechenden Kreuzungen wurden 1916 angesetzt.

Y A 52 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × (Hok × Kum)²
Y A 57 [(Fuk × Hok) × (Hok × Fuk)] × [(Hok × Kum)²]
Y A 58 [(Fuk × Hok) × Hok] × [(Hok × Kum)²]

Nur in einer solchen Kreuzung war dann die Möglichkeit gegeben, daß Fukuoka-Protoplasma mit zwei Hokkaido-Geschlechtschromosomen sich kombiniert. Dies ist:

Y A 56 [(Fuk × Hok) × (Hok × Fuk)] × Hok

Nur zwei Möglichkeiten sind für die Männchen gegeben: Fukuoka-Protoplasma mit Hok + Fuk oder mit Hok + Hok Geschlechtschromosomen. Ersteres wäre dem F_1-Resultat gleich, letzteres der früher genannten Rückkreuzung und dürfte nur Weibchen liefern. Das befruchtete Weibchen war winzig klein und nur 14 Eier wurden erhalten und sorgsam einzeln gepflegt. 3 Raupen starben und 11 Weibchen schlüpften. Von den gestorbenen Raupen war eine mit Sicherheit weiblich.

Wir werden auf diese Zuchten zurückzukommen haben, wenn alle Tatsachen über männliche Intersexualität verzeichnet sind und bemerken nur, daß auch die von Herrn Machida unwissentlich ausgeführten Tripelkreuzungen auf das genaueste mit den Erwartungen übereinstimmen.

In dieser Serie wurde das F_1-Resultat nur erhalten, wenn der Vater der Hokkaidorasse angehörte, nicht aber, wenn er den deutschen Rassen angehörte, wofür die Belege sich in früheren Tabellen finden. Herr Dr. Lenz-München teilt mir nun brieflich mit, daß er eine japonica-Rasse unbekannter Herkunft hatte, die das gleiche Resultat, also alle Männchen stark intersexuell in F_1 mit deutschen dispar-♂ ergibt. F_2 aber spaltet in ♂♂ stark I, ♂♂ schwach I und normale ♂♂. Leider wurde der bemerkenswerte Fall nicht weiter analysiert und die japanische Rasse nicht weiter gezüchtet. Es muß hier eine hochinteressante japanische Rasse vorgelegen haben, deren Analyse vielleicht manchen wichtigen Aufschluß über die männliche Intersexualität hätte geben können. Da wir aber durch die Güte von Dr. Lenz F_2 dieser Kreuzung in mütterlicher Linie besitzen, kann vielleicht die Analyse doch noch nachgetragen werden.

3. Anmerkung bei der Korrektur.

Inzwischen ist der gleiche Fall wie der von Lenz auch veröffentlicht worden von L. Christeller in Schrift d. physik.-ökonomischen Ges. Königsberg 59, 1918. Er berichtet nur über je eine F_1- und F_2-Zucht, in der „die überwiegende Zahl" von Männchen intersexuell war. Leider wurde auch hier die Durchführung einer genetischen Analyse versäumt.

II. Zweite Serie.

Die typischste Form des Auftretens männlicher Intersexualität ist, wie bereits in früheren Veröffentlichungen diskutiert, das Erscheinen eines gewissen Prozentsatzes von Männchen beginnender bis schwacher Intersexualität in F_2 und bestimmten Rückkreuzungen aus der Kreuzung von „starken" japanischen Rassen mit „schwachen" europäischen. Von diesem Phänomen sei jetzt die Rede.

A. In F_2 aus der Kreuzung von Weibchen starker japanischer Rassen mit Männchen europäischer Rassen ist stets ein gewisser Prozentsatz der Männchen mäßig intersexuell.

Es ist dies also eine F_2-Generation aus der reziproken Kreuzung von der, die die höheren Stufen weiblicher Intersexualität geliefert hatte. Von dieser Regel wurde bis jetzt keine Ausnahme gefunden, wie der Vergleich der folgenden Daten mit den S. 33ff. gegebenen beweist.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
T 7	(Jap X × Schles)²	108	69	8
T 4	(Jap X × Schles) × (Schles × Jap X	96	75	12
W A 28	(Ao × Schnei)²	4	13	1
W A 28a	(Ao × Schnei)²	–	3	1
W A 30	(Ao × Schnei) × (Schnei × Ao)	2	1	1
W A 31	(Ogi × Schnei)²	4	9	1
X B 38	(Ao × Stutt)²	56	44	16
X B 41	(Gif I × Fiu)²	52	19	4
Y B 11	(Gif II × Berl)²	42	53	5
Y B 12	(Ogi × Berl)²	37	24	15
Y B 13	(Ogi × Berl)²	10	12	4
Y B 53	(Ogi × Fiu)²	11	6	–
Y B 54	(Ogi × Fiu)²	35	15	5
		457	343	73

Dazu kommen drei kleine Zuchten der gleichen Art, in denen keine intersexuellen Männchen auftraten; es ist aber wohl ein Zufall im Zusammenhang mit geringen Zahlen, da die gleichen Zuchten auch in obiger Liste vertreten sind:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 38	(Gif I × Fiu)²	6	14
W A 39	(Gif I × Fiu) × (Fiu × Gif I)	4	1
W A 32	(Ogi × Schnei) × (Schnei × Ogi)	2	4

B. In F_3, F_4 usw. aus derartigen Zuchten treten in den meisten Einzelzuchten wieder intersexuelle Männchen auf, in anderen fehlen sie jedoch.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
U_1	(Jap X × Schles)[3]	4	2	1
U_2	(Jap X × Schles)[3]	7	4	1
U_3	(Jap X × Schles)[3]	12	12	-
U_4	(Jap X × Schles.[3]	5	1	
U_5	(Jap X × Schles)[3]	29	11	1
U_6	(Jap X × Schles)[3]	26	12	—
V B 11	(Jap X × Schles)[4] aus U_6	18	37	—
W B 43	(Jap X × Schles)[5] aus V B 11	21	6	4
W B 44	(Jap X × Schles)[5]	40	36	5
W B 45	(Jap X × Schles)[5]	48	29	4
W B 47	(Jap X × Schles)[5]	17	15	1
X B 46	(Jap X × Schles)[6] aus V B 43	13	13	4
X B 47	(Jap X × Schles)[6] aus V B 44	18	19	1
X B 48	(Jap X × Schles)[6] aus V B 45	17	5	4
X B 49	(Jap X × Schles)[6] aus V B 47	3	3	
X B 50	(Jap X × Schles)[6] aus V B 43	67	21	7
X B 51	(Jap X × Schles)[6] aus V B 45	20	22	—
X B 53	(Jap X × Schles)[6] aus V B 45	38	33	—
Y B 38	(Jap X × Schles)[7]	5	3	—
Y B 41	(Jap X × Schles)[7]	25	9	6
Y B 42	(Jap X × Schles)[7]	3	3	—
Y B 43	(Jap X × Schles)[7]	29	18	1
Y B 44	(Jap X × Schles)[7]	10	3	4
Y B 45	(Jap X × Schles)[7]	4	2	—
Y B 46	(Jap X × Schles)[7]	52	11	12
Y B 47	(Jap X × Schles)[7]	17	9	—
Y B 48	(Jap X × Schles)[7]	22	1	9
Z B 17	(Jap X × Schles)[8]	84	51	29
Z B 14	(Jap X × Schles)[8]	82	29	7
Z B 15	(Jap X × Schles)[8]	14	10	1

Hier sollten auch noch die früher erklärten Inzuchten der Brakeschen japonica gesetzt werden:

V B 2	8 ♀	3 ♂	2 ♂ i
W B 46	19 ♀	22 ♂	4 ♂ i

C. Rückkreuzungen von Weibchen der Kombination stark × schwach mit schwachen Männchen, also (stark × schwach) × schwach, geben das gleiche Resultat wie F_2, also einen Prozentsatz von intersexuellen Männchen.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
X B 14	(Ao × Stutt) × Stutt	63	52	10
X B 22	(Gif II × Berl) × Berl	25	12	30
Y B 26	(Ogi × Berl) × Berl	39	33	11
X B 32	(Gif II × Fiu) × Fiu	53	—	—

Bei der letzten, nur Weibchen ergebenden Zucht kommt die höchste Stufe männlicher Intersexualität, die Geschlechtsumwandlung in Betracht, wie später erörtert wird.

D. Andere Rückkreuzungen, in denen der Bastard stark ♀ × schwach ♂ als Vater oder Mutter dient, liefern keine intersexuellen Männchen.

Die Kombinationen dieser Art sind leider bis jetzt noch recht unvollständig.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
W A 71	(Gif × Fiu) · Gif	1	2
X B 21	Ao × (Ao × Schnei)	43	31
W B 21	Schnei × (Ogi × Schnei)	16	38
X B 16	Fiu × (Gif I × Fiu)	30(i)	60

E. Irgendwelche anderen Kombinationen zwischen einer starken und einer schwachen Rasse liefern nie intersexuelle Männchen.

Viele früher gegebenen Tabellen demonstrieren diese Tatsache.

F. Wie bei den Resultaten der ersten Serie, so finden wir auch hier wieder, daß die schwache Rasse Hokkaido sich anders verhält, als die schwachen europäischen Rassen, (obwohl sie in bezug auf weibliche Intersexualität sich gleich verhalten), nämlich:

a) F_2 aus einem Weibchen starker japanischer Rasse × Männchen Hokkaido gibt typischerweise keine männliche Intersexualität. Dagegen zeigt sich in dieser F_2 ein auffallender Überschuß an Weibchen.

Wir erinnern daran, daß die Kreuzung Aomori ♀ · Hokkaido ♂ sichtlich unmöglich ist. F_2 aus Gifu × Hok fehlt bis jetzt noch.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	
W A 52	(Ogi · Hok)²	12	7	
W A 53	(Ogi · Hok) · (Hok · Ogi) . .	5	4	
M 14	(Tok × Hok)²	173	96	
M 16	(Tok × Hok)²	110	25	
M 17	(Tok × Hok)²	357	94	(incl. ♂ I s. später)
M 18	(Tok × Hok)²	468	140	
M 14	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	167	75	
M 16	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	126	45	
M 17	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	572	254	(incl. ♂ I s. später)
M 18	(Tok × Hok) × (Hok × Tok) . .	41	15	
	Summa	2031	757	

Also sehr nahe einem Verhältnis von 3 Weibchen : 1 Männchen.

b) In F_3-F_n aus der Kreuzung $(Tok \times Hok)^n$ erscheinen Zuchten mit normalem Geschlechtsverhältnis und solche mit ♀ : ♂ = 3 : 1.

25 Einzelzuchten F_{3-6}	566 Weibchen : 480 Männchen
14 Einzelzuchten F_{3-6}	495 Weibchen : 156 Männchen

C. Die Rückkreuzung (Tok ♀ × Ho ♂) × Ho ♂ liefert ausschließlich Weibchen, aber in einigen Zuchten auch einige wenige Extramännchen. (Genau wie die parallele Fuk × Hok und Gif × Fiu-Kombination).

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
M 22, 14	(Tok × Ho) × Ho	38	
M 60, 16	(Tok × Ho) × Ho	52	—
M 61, 16	(Tok × Ho) × Ho	27	—
M 17, 14	(Tok × Ho) × Ho	33	4
M 34, 14	(Tok × Ho) × Ho	61	4
M 59, 16	(Tok × Ho) × Ho	31	3
M 103, 17	(Tok × Ho) × Ho	55	1
M 102, 17	(Tok × Ho) × Ho	75	15[1]

[1]) Diese Zucht ist verdächtig, da bereits F_1 einen ungewöhnlichen Weibchenüberschuß zeigte.

d) alle anderen Kombinationen der beiden Rassen liefern keine Resultate, die mit der männlichen Intersexualität zu tun haben.

Das Material findet sich bei den Tabellen im Kapitel Weibliche Intersexualität.

e) Als gelegentliche Ausnahme kommt es vor, daß in der Kreuzung Tokyo ♀ × Hokkaido ♂ bereits in F_1 vereinzelte intersexuelle Männchen gerade beginnender Intersexualität auftreten. In diesem Falle erscheinen sie auch in F_2 wieder neben der Erscheinung der besonders hohen Weibchenzahl.

Dies war der Fall in 3 von 27 Kreuzungen dieser Art, die Herr Machida ausführte.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 45, 16	Tok × Ho	33	9	1
M 46, 16	Tok × Ho	20	21	1
M 68, 18	Tok × Ho	105	73	2
	F_2 aus den beiden ersteren:			
M 50, 51, 17	$(Tok \times Ho)^2$	64	24	1
M 52, 17	$(Tok \times Ho)^2$	67	15	3

f) In einer anderen Kreuzung vom Typus stark × schwach erschien in F_1 bereits ein einzelnes intersexuelles Männchen gerade beginnender Intersexualität.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
Dh 1912	Jap Y × Rheinld.	51	39	1

G. Wenn wir die Tatsachen der zweiten Serie wieder auf eine möglichst allgemeine Form bringen, können wir sagen:

1. Männliche Intersexualität erscheint nur, wenn die mütterliche Linie einer der „starken" Rassen angehört. Die beiden scheinbaren Ausnahmen in der Nachkommenschaft der Extraweibchen aus Schnei × Ao und Hok × Tok wurde bereits früher analysiert.

2. Wenn sich mit diesem „starken Protoplasma" einer der Geschlechtsfaktoren einer europäischen Rasse in F_1 oder Rückkreuzung kombiniert neben einem Faktor der starken Rasse, (Schema: Protoplasma

stark, Geschlechtsfaktoren stark—schwach) entstehen normale Männchen (s. Ausnahmen d, e,).

3. Wenn sich mit dem starken Protoplasma in F_2 oder Rückkreuzung zwei Geschlechtsfaktoren der schwachen Rasse kombinieren, (Schema: „Protoplasma" stark, Geschlechtsfaktoren schwach—schwach) werden alle genetischen Männchen in Weibchen verwandelt. (Neben einigen „Extraweibchen".)

4. Wenn die gleiche Kombination wie in Nr. 2 in F_2 auftritt, wird ein bestimmter Prozentsatz von Männchen intersexuell. Das deutet darauf, daß hierfür die Rekombination eines oder mehrerer Mendelfaktoren notwendig ist.

5. Alle diese Punkte mit Ausnahme des letzten gelten auch für die Kreuzungen mit der Hokkaidorasse, die, wie gesagt, in F_2 keine intersexuellen Männchen ergeben. Sie zeigen ferner die unter d) genannten Ausnahmen.

III. Dritte Serie.

Hierher gehören ein paar sehr unvollständige Beobachtungen über das Auftreten männlicher Intersexualität nach Kreuzung zweier schwacher Rassen. Das erste ist die Kreuzung:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
V A 20	Kyoto ♀ × Schneidemühl ♂ . . .	25	33	1

Die reziproke Kreuzung ist normal. Das eine Männchen zeigt die erste Stufe gerade beginnender Intersexualität. Das Resultat ist kein zufälliges, wie die F_2-Generation hieraus zeigt:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
W A 27	(Kyo · Schnei) · (Schnei · Kyo) .	8	10	3

Es zeigt sich damit, daß diese Kreuzungen sich genau so verhalten wie die oben besprochenen „Ausnahmeresultate" der Kreuzung Tokyo · Hokkaido. Die Parallele erstreckt sich auch auf die Vergrößerung der Zahl der intersexuellen Männchen in F_2. Es sei hier noch bemerkt, daß die Rasse Kyoto den „schwachen" südjapanischen Rassen angehört, zu denen auch Fukuoka gehört, also den stärksten schwachen.

Der zweite hierher gehörige Befund betrifft eine Kreuzung der südeuropäischen Fiumerasse mit Hokkaido. Während alle sonstigen Kombinationen, wie erwartet, normal sind, findet sich das unerwartete Resultat:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
X B 36	(Fiu · Hok)^2	15	5	1

also ein Ergebnis, wie es für (stark × schwach)^2 typisch ist. Der erste Gedanke ist der einer Verwechselung. Aber da folgt die Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
X B 35	(Fiu × Hok) × Hok	33	7

was auch außergewöhnlich ist. Der Gegenstand bedarf daher der Aufklärung.

Der dritte Fall betrifft die Kreuzung Kumamoto × Hokkaido, für die alles zum ersten Fall Gesagte zutrifft.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
V A 37	Kum × Hok	23	32	2

Kumamoto gehört mit Kyoto und Fukuoka zu den auch sonst (Raupen) scharf charakterisierten südjapanischen Rassen, die hiermit eine wichtige Gemeinschaft kundtun. Daß die genannten Resultate kein Zufall sind, sondern daß hier eine noch zu analysierende typische Erscheinung vorliegt, zeigt weiterhin die unter ihresgleichen einzig dastehende Zucht:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
Y B 7	(Kum · Berl)^2	30	27	1

F_1 wie drei weitere F_2 waren normal.

IV. Genetische Analyse.

Die Tatsachen über männliche Intersexualität, wenigstens soweit sie bisher eruiert werden konnten, setzen zweifellos der Analyse größere Schwierigkeiten entgegen als die Verhältnisse der weiblichen Intersexualität. Bei mehreren früheren Publikationen haben wir Interpretationen gegeben, die dann bei weiterer Erkenntnis modifiziert werden mußten, obwohl das Erklärungsprinzip bisher sich bewährte. So glauben wir denn auch, daß die folgenden Ausführungen durch weitere Erkenntnis abgeändert werden mögen.

Der durchsichtigste Fall ist zweifellos in den Tatsachen gegeben, die als zweite Serie aufgeführt wurden, da sich hier die männliche Intersexualität als reziproke Erscheinung zur weiblichen Intersexualität verhält: Europäer schwach · Japaner stark gibt weibliche Intersexualität in F_1. Japaner stark × Europäer schwach gibt männliche Intersexualität in F_2. In beiden Fällen ist die Intersexualität, wie wir sahen, an das Verhältnis der mütterlichen Linie, also des Protoplasmas des Eis oder des Y-Chromosoms, zu den Geschlechtschromosomen geknüpft. Wenn wir nun die früher durchgeführten Vorstellungen über die Valenz der Faktoren auf diesen Fall übertragen, so sehen wir zunächst, daß er sich im Prinzip (also von Einzelheiten abgesehen) auf der gleichen Basis erklären läßt. Wir verweisen auf die obigen Ausführungen in bezug auf weibliche Intersexualität und wenden sie nun auf die reziproke Kreuzung stark × schwach an, indem wir wieder ähnliche symbolische Werte für die Valenzen der Faktoren benutzen:

Die Kreuzung schwach · stark war eine derartige (etwa Schnei · Ao oder Schles · Jap x, oder Hok × Tok), daß F_1 völlige oder fast völlige Geschlechtsumwandlung der Weibchen bedingte; sie kann daher unter Benutzung der Valenzwerte folgendermaßen symbolisiert werden:

schwaches Weibchen × starkes Männchen

P	[F] M m		[F_a] M_a M_a
	100 60		160 130 130
F_1	[F] M_a m	+	[F] M_a M
	100 130		100 130 60
	Geschlechtsumkehr ♂ (genetisch ♀)		♂

Ersteres ist ein in ein Männchen umgewandeltes genetisches Weibchen, da e = 100 — 130 = 30 zu Gunsten von M. Letzteres ist ein normales Männchen. Nun die reziproke Kreuzung:

P starkes Weibchen × schwaches Männchen

$\boxed{F_a}$ M_a m — $\boxed{F}$ M M

160 130 — 100 60 60

F_1 $\boxed{F_a}$ M m + $\boxed{F_a}$ M_a M

160 60 — 160 130 60

Das sind normale Weibchen und Männchen.

F_2 a) $\boxed{F_a}$ M_a m = ♀ + a) $\boxed{F_a}$ M M_a = ♂

160 130 — 160 60 130

b) $\boxed{F_a}$ M m = ♀ + b) $\boxed{F_a}$ M M = aus genet. ♂

160 60 — 160 60 60

Die Hälfte der genetischen Männchen ist in Weibchen umgewandelt, da e = 160 — 120 = + 40 zu Gunsten von F. Die Rückkreuzung (stark × schwach) × schwach ergibt:

P F_1 ♀ (stark × schwach) × schwaches ♂

$\boxed{F_a}$ M m × $\boxed{F}$ M M

160 60 — 100 60 60

F_2 $\boxed{F_a}$ M m = ♀ + $\boxed{F_a}$ M M = aus genet. ♂

160 60 — 160 60 60

Nur Weibchen sollten aus dieser Rückkreuzung entstehen. Keine andere Rückkreuzungskombination kann dies ergeben, da nur bei dieser zwei schwache Faktoren M M mit dem starken Plasma $\boxed{F_a}$ sich verbinden.

Zur Erleichterung für das Folgende sei hier nun eine Tabelle der typischen Resultate für männliche Intersexualität eingeschaltet (die 50 % genetischen Weibchen sind weggelassen):

1. Fukuoka-Hokkaido-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F_1 Fuk × Hok	alle ♂ I	Fuk	Fuk und Hok
F_1 Hok × Fuk	normal	Hok	Fuk und Hok
F_2 (Fuk × Hok)²	♂ I u. Geschlechtsumwandlung	Fuk	½ Fuk u. Hok ½ Hok u. Hok
F_2 (Hok × Fuk)²	normal	Hok	½ Fuk u. Hok ½ Fuk u. Fuk
F_2 (Fuk × Hok) × Hok . .	nur ♀, alle ♂ umgewandelt	Fuk	Hok u. Hok

2. Starke Japaner- und Fiume-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F_1 stark × Fiu	normal	stark	stark u. Fiu
F_1 Fiu × stark	normal (aber ♂ I)	Fiu	stark u. Fiu
F_2 (stark × Fiu)^2	♀, ♂ I und Geschlechtsumwandl. (3 ♀ : 1 ♂ + ♂ I)	stark	$^1/_2$ stark u. Fiu $^1/_2$ Fiu u. Fiu
F_2 (stark × Fiu) × Fiu . .	Geschlechtsumwandl. Nur ♀	stark	Fiu u. Fiu

3. Starke Japaner- und Hokkaido-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma (Y)	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F_1 Hok × stark	normal (aber ♂ I)	Hok	Hok u. stark
F_1 stark × Hok	normal	stark	Hok u. stark
F_2 (stark × Hok)^2	normale ♂ u. Geschlechtsumwandl. (♀ : ♂ = 3 : 1)	stark	$^1/_2$ Hok u. stark $^1/_2$ Hok u. Hok
F_2 (stark × Hok) × Hok . .	Geschlechtsumwandl. nur ♀	stark	Hok u. Hok

4. Starke Japaner- und andere Europäer-Kreuzungen:

Kreuzung	Resultat	Plasma	Die zwei X-Chromosomen der genet. Männchen
F_1 Eur × stark	normal aber ♂ I	Eur	Eur u. stark
F_1 stark × Eur	normal	stark	Eur u. stark
F_2 (stark × Eur)^2	♀ u. ♂ I	stark	$^1/_2$ Eur u. stark $^1/_2$ Eur u. Eur
F_2 (stark × Eur) × Eur . .	♀ u. ♂ I	stark	Eur u. Eur
F_2-F_n (stark Eur)^n	teils wie F_2 teils normal	stark	Entweder wie F_2 oder Kombinat. ohne Eur u. Eur.

Betrachten wir nun die experimentellen Befunde in Beleuchtung obiger Formeln, so sehen wir zunächst, daß in der Tat die letzt besprochene und soweit bekannt, nur diese Rückkreuzung, nämlich (stark × schwach) × schwach ausschließlich Weibchen liefert, wenn Hokkaido oder Fiume die schwache Rasse ist. Wir sehen ferner, daß sich ein sehr beträchtlicher Überschuß von Weibchen in F_2 findet, der sich dem Verhältnis von 3 Weibchen : 1 Männchen nähert, nämlich in allen F_2-Zuchten aus der Kreuzung Tokyo ♀ (oder Ogi) × Hokkaido ♂. Diese Kombination, die, wie oben gezeigt, normalerweise keine intersexuellen Männchen liefert, entspricht somit genau den soeben ausgeführten Erwartungen und reiht sich damit ohne weiteres der genetischen Analyse für weibliche Intersexualität an. Das exakte Gesamtzahlenverhältnis der Geschlechter in F_2 ist 2162 ♀ : 800 ♂ = 2,7 : 1.

Vergleichen wir mit dieser Serie nun die Kreuzungen entsprechender Art, bei denen die schwache Rasse eine der europäischen ist, so sehen wir, daß einige davon, soweit bis jetzt studiert, sich genau ebenso verhalten, mit dem einzigen Zusatz, daß sich in F_2 (stark × schwach)^2 auch ein gewisser Prozentsatz intersexueller Männchen findet. Nach dem bescheidenen, bisher vorliegenden Material zu schließen, ist dies der Fall, wenn die Rasse Fiume in Betracht kommt. Dies läßt nun den Schluß zu, daß zu den Relationen der Faktorenpotenzen noch etwas hinzukommt, das jene Intersexualität bedingt. Und da sie in F_1 fehlt, so muß es etwas sein, das sich in F_2 rekombiniert. Da nun die Hokkaidokreuzungen mit den starken Rassen das Betreffende nicht enthielten, so muß es in die jetzt betrachteten Kreuzungen durch die europäische Rasse Fiume eingeführt worden sein. Nennen wir dieses Neue nun den Faktor T. Es ist klar, daß die genetische Analyse, die nur Verteilungsmechanismen betrachtet, nur die Anwesenheit eines solchen Faktors feststellen kann, und nichts über seine physiologische Bedeutung aussagt. Wenn wir ihn daher in der bisher benutzten genetischen Sprache charakterisieren wollen, so können wir ihn nur einen Faktor nennen, der einen herabsetzenden Einfluß auf den Wert e ausübt. Was das physiologisch sein kann, werden wir dann später sehen. Die genetische Situation ist dann für die betreffende Kreuzung die (wir setzen die Geschlechtsfaktoren, deren Verteilungsmodus mit den Geschlechtschromosomen ja von dem des unabhängig mendelnden Faktors T verschieden ist, in Klammern):

P	Japonica Weibchen		Fiume Männchen
	($\boxed{F_a}$ M_a m) tt		($\boxed{F}$ M M) TT
	160 130		100 60 60
F_1	($\boxed{F_a}$ M m) Tt	+	($\boxed{F_a}$ M_a M) Tt ♂
	160 60		160 130 60

F_2

Weibchen	Weibchen	Genetische Männchen	
($\boxed{F_a}$ M_a m) TT	($\boxed{F_a}$ M m) TT	($\boxed{F_a}$ M_a M) TT	($\boxed{F_a}$ M M) TT
160 130	160 60	160 130 60	160 60 60
($\boxed{F_a}$ M_a m) Tt	($\boxed{F_a}$ M m) Tt	($\boxed{F_a}$ M_a M) Tt	($\boxed{F_a}$ M M) Tt
($\boxed{F_a}$ M_a m) tT	($\boxed{F_a}$ M m) tT	($\boxed{F_a}$ M_a M) tT	($\boxed{F_a}$ M M) tT
($\boxed{F_a}$ M_a m) tt	($\boxed{F_a}$ M m) tt	($\boxed{F_a}$ M_a M) tt	($\boxed{F_a}$ M M) tt
		Männchen	Weibchen (Geschlechtsumkehr)

Es ist soweit alles wie in der Tokyo-Hokkaido-Kreuzung außer der Zufügung der Kombinationen von Tt. Wenn nun T einen Einfluß auf den Wert e hat, der in einer Verschiebung in der Richtung auf Weiblichkeit (Stärken von F) besteht, so kann diese Wirkung in der ersten männlichen Rekombination, die für F_2 neu ist, nämlich ($\boxed{F_a}$ M_a M) TT (oder auch in der rezessiven Kombination tt) sichtbar werden Eine negative Verschiebung von e bedeutet aber männliche Intersexualität, die somit bei $^1/_4$ der Männchen zu erwarten ist.

Nun ist aber die Zahl $^1/_4$ für intersexuelle Männchen weder hier noch in den anderen Fällen typisch. Wir finden vielmehr eine große Unregelmäßigkeit mit Schwankungen — wenn wir nur die Fälle mit genügend großen Zahlen betrachten — zwischen $^1/_4$ und $^1/_{20}$. Man könnte nun die Zuflucht nehmen zu multipeln (1—3) Faktoren. Wir glauben aber, daß ein Faktor genügt und die Variation der Zahlenverhältnisse sich folgendermaßen erklärt: Wenn wir den Typus der Intersexualität in solchen Zuchten betrachten, so zeigt es sich, daß stets ein gewisse Variation vorhanden ist und zwar immer beginnend mit den allerersten Intersexualitätsspuren, die unmerklich in den Zustand normaler Männchen übergehen. Ist nun der Prozentsatz ein niedriger, so sind nur diese allerniedrigsten Stufen vorhanden, ist er aber ein höherer, so erscheinen auch etwas höhere Intersexualitätsgrade. Wir haben nun schon bei Besprechung der weiblichen Intersexualität gesehen, daß eine

regelmäßige Fluktuation des Wertes e vorliegt, ob sie nun genetisch oder embryonal (phänotypisch) sei. Wenn also der Faktor TT die Lage dieser Kurve nach der weiblichen Seite verschiebt, so mag nur ein mehr oder weniger großer Teil der Kurve den Punkt 20 überschneiden und daher intersexuell werden. Das Verhältnis $^1/_1$ kommt dann nur zustande, wenn die ganze Kurve jenseits dieses Punktes fällt, $^1/_8$, wenn die halbe Kurve hinüberfällt, $^1/_{16}$, wenn sie bis zur Quartilgrenze hinüberreicht usw. Das folgende Schema (Fig. 19), konstruiert wie die früheren, gibt diese Interpretation graphisch wieder, indem es die Verschiebung der Kurve MM — F = e unter dem Einfluß von TT von A nach A_1 A_2 usw. zeigt.

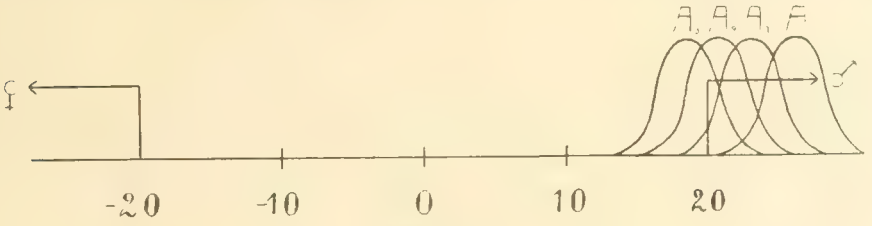


Fig. 19.

Wir werden in der Annahme, daß diese Interpretation das Richtige trifft, nun durch die oben berichtete Ausnahmsintersexualität der Tokyo-Hokkaido-Kreuzungen bestärkt, auch durch den Ausnahmsfall der F_1, Jap Y × Rheinland. Dort war ja in einzelnen seltenen Fällen ein intersexuelles Männchen schon in F_1 aufgetreten. Diese Individuen aber zeigten den allerersten Beginn männlicher Intersexualität. Und in F_2 traten sie dann wieder in genau dem gleichen Typus auf. Dies sieht in der Tat sehr danach aus, als ob die Kurve für den Wert e im heterozygoten Männchen M_a M etwa die Lage der Kurve A_1 in vorstehendem Schema hätte, d. h., daß das Resultat zustande kommt, wenn die Bastardkombination zufällig Minusindividuen in den Valenzwerten zusammenbringt. Das Vorhandensein einer solchen Möglichkeit deutet umgekehrt darauf hin, daß das quantitative Verhältnis von F_a zu M_a M in der Tat dem epistatischen Minimum so nahe ist, wie die Interpretation es erfordert.

Es gibt zweifellos eine Möglichkeit, diese Vorstellungen zu beweisen, nämlich dadurch, daß intersexuelle Männchen verschiedener Stufen weiter gekreuzt werden und festgestellt, ob sie eine etwas differente Valenz vererben. Wir stellten diesen Versuch 1915 an, aber leider fielen die Zuchten der Epidemie von 1916 zum Opfer. Er wurde

dann 1917 wiederholt. Diesmal aber fielen die Zuchten der amerikanischen Kriegshysterie zum Opfer. So müssen sie wieder versucht werden. Es findet sich aber in Machidas Listen ein Versuch, der, falls wir ihn richtig interpretieren, das erwartete Resultat andeutet. Unter 4 Zuchten der Rückkreuzung Tok · (Fuk × Hok) ♂ I ergaben drei die erwartete normale Nachkommenschaft, nämlich 223 Weibchen, 161 Männchen. Eine Zucht dagegen ergab 84 Weibchen, 20 Männchen, 14 intersexuelle Männchen (M 14, 25). Nehmen wir nun einmal an, daß das benutzte intersexuelle F_1-Männchen wirklich eine Minusvariante des Faktors M von Hokkaido war, dann war seine Formel $\boxed{F_{Fuk}}$ M_{Fuk} M_{H-}. Wir wissen nun bereits, daß gelegentlich einmal Männchen M_H M_T intersexuell sind, also wohl M_H einen Minuswert hatte. So dürften also auch die M_H-Männchen dieser Kreuzung intersexuell sein, was das Resultat erklärt. Ist diese Erklärung richtig, so muß sie sich in der Nachkommenschaft bewähren. Es findet sich nun tatsächlich eine weitere Generation, in der diese intersexuellen Männchen von Tok · (Fuk × Hok) als Vater dienten. Nämlich

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 15, 51	Tok · (Fuk · Hok)^2 mit ♂ I . .	35	1	1

Das intersexuelle Männchen war $M_{H-}M_F$. Die Mutter konnte sein entweder M_F oder M_{H-}. Im ersten Fall müßten normale und intersexuelle Männchen entstehen, im zweiten hauptsächlich Weibchen und daneben beide Männchensorten. Das letztere trifft zu, wenn auch die Männchenzahl zu niedrig ist.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 15, 74	Fuk · Hok^2 · [Tok · Fuk · Hok)] ♂ I	3	2	1

Mutter ist M_F oder M_H, Vater M_H M_T. Mit ersterer Mutter ist das obige Resultat zu erwarten.

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Inters. Männchen
M 15, 75	Tok · Fuk · Hok · (Fuk · Hok^2) ♂ I	29	1

Die Mutter ist M_F oder M_{H-}, der Vater M_F M_H. Mit dem zweiten Weibchen ist das Resultat zu erwarten.

Diese wenigen Befunde ermutigen jedenfalls, dem Gegenstand weiter nachzugehen.

Hier sollte nun auch auf die Fälle hingewiesen werden, in denen die Kreuzung von südjapanischen Weibchen, also den stärksten unter den schwachen Rassen, mit schwachen Männchen einige männliche Individuen beginnender Intersexualität in F_1 hervorrief. Die Erklärung dürfte die gleiche sein wie im Tokyo-Hokkaidofall und die betreffenden Zuchten können auch als Illustration zum Ausgeführten dienen. In keinem der früher verzeichneten Fälle dieser Art erschien ein Männchen, dessen Intersexualität über die allererste Stufe hinausging.

Die vorstehenden Bemerkungen, mit Ausnahme des letzten Abschnitts bezogen sich zunächst nur auf die Kreuzungen mit der europäischen Rasse Fiume wie der japanischen Hokkaido. In den analogen Kreuzungen mit anderen europäischen Rassen fällt es auf, daß in F_2 nicht ein so hoher Weibchenüberschuß, wenn überhaupt, vorhanden ist, so daß die Kombination $\boxed{F_a}$ M M Geschlechtsumkehr von Männchen zu Weibchen bedeuten müßte. Der Beweis dafür, daß das wirklich nicht der Fall ist, ergibt sich aus den Rückkreuzungen (Jap × Eur) × Eur, die nicht etwa wie im vorigen Fall nur Weibchen, sondern beide Geschlechter und auch intersexuelle Männchen liefern. Wir könnten demnach die Situation in der gleichen symbolischen Ausdrucksweise so darstellen:

Japonica		Europaea	
♀	♂	♀	♂
($\boxed{F_a}$ M_a m) tt	($\boxed{F_a}$ M_a M_a) tt	($\boxed{F}$ M m) TT	($\boxed{F}$ M M) TT
160 130	160 130 130	110 90	110 90 90

F_1 Eur ♀ × jap ♂

($\boxed{F}$ M_a m) Tt = ♂ aus genetischem ♀ ($\boxed{F}$ M_a M) Tt = ♀
110 130 160 130 90

F_1 jap ♀ × eur ♂

($\boxed{F_a}$ M m) Tt = ♀ ($\boxed{F_a}$ M_a M) Tt = ♂
160 90 160 130 90

F_2 (jap ♂ eur)²

([Fa] M_a m) TT	([Fa] M m) TT	♀
160 130	160 90	
([Fa] M_a m) Tt	([Fa] M m) Tt	
([Fa] M_a m) tT	([Fa] M m) tT	
([Fa] M_a m) tt	([Fa] M m) tt	
([Fa] M_a M) TT	([Fa] M M) TT	♂
160 130 90	160 90 90	
([Fa] M_a M) Tt	([Fa] M M) Tt	
([Fa] M_a M) tT	([Fa] M M) tT	
([Fa] M_a M) tt	([Fa] M M) tt	

Hier sind somit auch die [Fa] M M Individuen männlich, da e = 20. Unter ihnen aber haben die Kombinationen mit TT wenigstens die Möglichkeit intersexuell zu werden, vielleicht auch die tT, so daß $^1/_8$ oder weniger bis zu $^3/_8$ intersexuelle Männchen entstehen können. Wenn wir nur die Zuchten mit größeren Zahlen daraufhin anschauen, so treffen wir Zahlenverhältnisse von etwa $^1/_8$ bis $^1/_{26}$. In weiteren Bastardgenerationen erscheinen aber Zuchten (neben anderen), in denen der Prozentsatz der Intersexuellen beträchtlich gesteigert ist, wie auch solche, in denen er sehr gering ist (s. Tabelle S. 84). Dies ist zu erwarten, wenn die Rekombinationen von T—t die ihnen zugewiesene Rolle spielen. Eine Einzelberechnung der Erwartungen ist aber bei dem jetzigen Stand der Analyse noch nicht angebracht. Es muß aber hervorgehoben werden, daß für diese Kombinationen der Faktor T überhaupt weggelassen werden kann, wenn wir annehmen, daß bei der Kombination [Fa] M M ein Fluktuieren in die männliche Intersexualität hinein stattfindet. Weitere Diskussionen darüber haben aber keinen Sinn, bevor wir unsere Untersuchungen in wichtigen Daten ergänzt haben.

Wenn wir diese Ableitung nun mit der für die Hokkaido- und Fiumekreuzungen gegebenen vergleichen, so zeigt sich alsbald, daß ihre Richtigkeit an der Rückkreuzung (stark · schwach) × schwach geprüft werden muß. Dort ergab sie nur Weibchen. Hier sollte sie aber ein richtiges Zahlenverhältnis der Geschlechter mit einem gewissen Prozentsatz intersexueller Männchen liefern. Die Tabelle S. 85 zeigt wirklich dies Resultat. Wenn auch die Zahlenverhältnisse nicht klar sind, so ist immerhin bemerkenswert, daß gerade hier Männchen und intersexuelle

Männchen in der Rückkreuzung auftreten. Natürlich bleibt für all dieses weiteres Material abzuwarten (s. a. unten, 3. Anmerkung bei der Korrektur).

Es sei hier eine kleine Bemerkung eingefügt. Dem oberflächlichen Leser könnte es erscheinen, als ob die Benutzung der symbolischen Valenzzahlen, deren Werte den Bedürfnissen des Experiments angepaßt werden, eine Art von Jongleurkunststück darstelle. Dies wäre ein schweres Mißverständnis. Das Erklärungsprinzip, auf dem wir fußen, ist die Annahme verschiedener, absoluter quantitativer Werte der Geschlechtsfaktoren. Diese allgemeine Annahme wird dann durch die experimentellen Resultate weiter spezifiziert, indem die verschiedenen Kombinationen Schlüsse gestatten auf die relativen Zahlenverhältnisse, die in Betracht kommen. So werden zunächst starke und schwache Rassen erschlossen und innerhalb dieser wieder verschiedene Stufen. Die Bedeutung des Erklärungsprinzips zeigt sich eben gerade in dem weiten Spielraum, den es läßt, und andererseits der Möglichkeit, jeden Einzelpunkt an seinem Anpassen in das Ganze zu kontrollieren. Wenn wir also eben im Vorstehenden verschiedenen der schwachen Rassen differente absolute Valenzwerte zuerkannten, so ist das etwas, das sich in weiteren Experimenten kontrollieren läßt, wie wir bald sehen werden.

Wenn wir nach dieser Abschweifung wieder auf die Kreuzung jap × eur zurückkommen, so zeigt sich die weiterhin wichtige Tatsache, daß auch die Resultate der F_3- usw. -Generationen mit den aus der Interpretation abzuleitenden Erwartungen übereinstimmen. Aus den soeben gegebenen Formulierungen für die F_2-Generation folgt, daß für F_2 die folgenden Möglichkeiten vorliegen: $\boxed{F_2}$ ist immer vorhanden. Die Männchen können in bezug auf den Faktor M die folgenden Kombinationen repräsentieren:

a) $M_a\ M_a$ und $M_a\ M$, b) $M_a\ M$, c) $M_a\ M$ und MM, d) $M\ M$.

Es ist klar, daß die ersten beiden Kombinationen keine intersexuellen Männchen enthalten können, wohl aber die beiden letzteren, falls die richtigen Tt-Kombinationen sich damit verbinden, von denen die Zahl der Intersexuellen abhängt (s. o.) Wenn wir von den Zahlenverhältnissen im einzelnen absehen, für deren Berechnung das Material (s. S. 84) doch nicht reicht, so können wir sagen, daß in F_2 sowohl normale Zuchten wie solche mit männlicher Intersexualität zu erwarten sind. Dies ist in der Tat verwirklicht. Daraus folgt nun weiterhin — wir können uns die Faktorenkombinationen wohl ersparen — daß auch in F_4 usw. die gleichen Möglichkeiten vorliegen, Kulturen mit oder ohne männliche Intersexualität, von denen jede beides produzieren mag.

So zeigt die einzige F_4-Zucht keine Intersexualität, wohl aber alle daraus abgeleiteten F_5, von denen wieder eine (W B 45) beide Typen produziert.

Für den Prozentsatz der intersexuellen Männchen sind natürlich alle Möglichkeiten gegeben von nur intersexuellen (σ M m TT × σ M M TT) bis zu ihrem Fehlen. Die vorhandenen Werte rangieren zwischen 90 % und 5 % ♂ I.

4. Anmerkung bei der Korrektur.

Auch für den hier diskutierten Punkt finden sich in den früher besprochenen Arbeiten von Schweitzer ausgezeichnete Belege. Schweitzer arbeitete sichtlich mit Rassen, deren Valenzverhältnisse solche sind, daß alle ♂ $\boxed{F_a}$ MM (TT) intersexuell werden, also der einfachste Fall. Durch eine zufällige Koinzidenz vermochte Schweitzer diesen Fall folgerichtig zu analysieren, obwohl er mit meinen früheren Formeln arbeitete, die sich als unrichtig erwiesen. In jenen Formeln (s. Goldschmidt u. Poppelbaum 1914) ist F ein mendelnder Faktor, allelomorph zu F_a, also nicht mütterlich vererbt. In bezug auf weibliche Intersexualität ergeben sich aus dieser Annahme Folgerungen, die nicht zutreffen, wenn die großmütterliche Rasse japonica ist. Tatsächlich erhielt auch Schweitzer nicht die betreffenden Erwartungen, sondern die, die sich aus der rein mütterlichen Vererbung von F ergeben. Wenn aber nun die männliche Intersexualität allein betrachtet wird, so sind die Erwartungen bei der alten Formulierung die gleichen wie bei der neuen, indem F F_a M M_a × F F_a Mm die gleichen Kombinationen ergibt wie Tt MM_a × Tt Mm. Daher fand auch Schweitzer die aus meiner früheren Formulierung bereits 1914 von mir abgeleitete Erwartung von $^1/_8$ intersexuelle ♂ bei der Kreuzung (Jap × Eur)^2 bestätigt. In der jetzigen Formulierung heißen diese intersexuellen ♂ $\boxed{F_a}$ MM (TT). Wenn der Fall so vollständig rein liegt, dann muß die Rückkreuzung (Jap × eur) × eur lauten, $\boxed{F_a}$ Mm (Tt) × $\boxed{F}$ MM (TT), d. h. die Hälfte der resultierenden ♂ sind $\boxed{F_a}$ MM (TT), also intersexuell. Dies ist in der Tat Schweitzers Resultat. Wenn nun aus (Jap × eur)^2 die F_3-Generation mit intersexuellen ♂ gewonnen wird, so sind alle daraus resultierenden ♂ $\boxed{F_a}$ MM und zwar kann dies kombiniert sein mit Tt, oder $^1/_2$ Tt $^1/_2$ TT oder TT. Ersteres sind normale ♂, das zweite zur Hälfte intersexuelle ♂, das dritte nur intersexuelle ♂. Tatsächlich erhielt Schweitzer alle drei Typen in F_3 und auch in F_4 mit TT-Individuen beider Geschlechter nur intersexuelle ♂ (neben normalen ♀)! So haben denn Schweitzers Resultate tatsächlich den schönsten Beweis für die vorhergehenden Ableitungen gebracht, den wir selbst der Zeitverhältnisse wegen noch nicht hatten liefern können.

Bei einer kritischen Betrachtung der vorhergehenden Ausführungen zeigt sich nun ein sehr bemerkenswerter Punkt, nämlich die Besonderheit des Verhältnisses der japanischen Rasse Hokkaido zu den schwachen europäischen Rassen. Wenn die vorher benutzten symbolischen Potenzwerte der Wahrheit nahe kommen, d. h. also, wenn die quantitativen Relationen der betreffenden Potenzen annähernd richtig festgestellt

sind, so ergibt sich für Kreuzungen zwischen Hokkaido und schwachen Europäern eine Situation, die nicht mit den bisherigen Angaben übereinstimmt. Nämlich:

Hokkaido ♀	Europa ♂
($\boxed{F_h}$ M_h m) tt	($\boxed{F}$ M M) TT
100 60	110 90 90

F_1 ♂ ($\boxed{F_h}$ M m) Tt
100 90

Das bedeutet aber, daß in dieser Kreuzung intersexuelle Weibchen entstehen sollten. Wenn wir nun auch die Zahlenwerte korrigieren könnten und auch dem Faktor T, der ja zugunsten von F wirkt, einen Einfluß zuschreiben können, so kommen wir doch nicht um die Folgerung herum, daß diese Kombination große Wahrscheinlichkeiten für weibliche Intersexualität haben sollte. Nur eine Tatsache läßt sich zugunsten der Schlußfolgerung anführen: Wenn die gemachten Annahmen richtig sind, so sollte es vorkommen, daß in F_2 aus europ. ♀ × Hok ♂ Weibchenüberschuß und intersexuelle Männchen auftreten nach dem früher gegebenen Kombinationsschema. Wir besitzen bisher nur — wieder infolge der Epidemie von 1916 — zwei solche Zuchten. Die eine (Schnei × Hok)^2 ist normal. Die andere (Fiu × Hok)^2 gab das bemerkenswerte Resultat 15 ♀, 5 ♂, 1 ♂ I. Dies ist immerhin eine Ermutigung, dem Fall weiter nachzugehen.

Kehren wir nun wieder zu den Tokyo-Hokkaido-Kreuzungen zurück (s. S. 92ff.). Wie steht es nun mit den Erwartungen für F_3 von Tokyo × Hokkaido? In F_2 müssen wir folgende Sorten von Weibchen haben in bezug auf den Faktor M (wir nennen M der starken Rasse Tokyo M_t und M der schwachen Rasse Hokkaido M_h).

a) Weibchen M_t, b) Weibchen M_h, c) Weibchen $M_h M_h$ (Geschlechtsumkehr). Die Männchen aber wären M_h M_t. Dies ergäbe für F_3 mit den Weibchen a) normale Geschlechtsverhältnisse, mit den Weibchen b) das gleiche Ergebnis wie in F_2. Wenn die ♀ c) fortpflanzungsfähig wären, so erzeugten sie Nachkommen $M_h M_t$ = ♂ M_h M_h = Geschlechtsumkehrweibchen, also ein normales Geschlechtsverhältnis[1]). Es liegen 24 derartige F_3-Zuchten vor. Von ihnen zeigen 17 keinen nennenswerten Weibchenüberschuß, nämlich unter 2 : 1, ja teilweise sogar Überschuß an ♂, die übrigen 7 aber starken Weibchenüberschuß.

[1]) Man beachte diese theoretisch wichtige Möglichkeit von Vererbung von Zweigeschlechtigkeit mit 2 X-Chromosomen in jedem Geschlecht!

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F_3 a	M 15—18, 17 Zuchten	491	417
F_3 b	M 15—18, 7 Zuchten	269	74

Wenn aus Gruppe a diejenigen herausgenommen werden, deren Verhältnis ♀ : ♂ nahe 2 : 1 ist, so erscheint sehr genau für a) das Verhältnis 1 : 1, für b) 3 : 1. Die Erwartungen sind also sehr gut erfüllt.

Es läßt sich leicht ausrechnen, daß in F_4 usw. aus Gruppe a und b wieder die gleichen Ergebnisse zu erwarten sind, wenn die oben genannten F_2-Weibchen c nur in alle Zukunft normale Geschlechtsverhältnisse hervorbringen. Tatsächlich kommen in F_4—F_6 wieder beide Zahlenverhältnisse vor, nämlich:

Bezeichnung	Kreuzung	Weibchen	Männchen
F_4—F_6 a	8 Zuchten	75	63
F_4—F_6 b	7 Zuchten	226	82

Es stimmt also alles mit den abgeleiteten Erwartungen überein.

Es liegt auf der Hand übrigens, daß hier die Möglichkeit des exakten Nachweises der homozygoten Beschaffenheit der durch Geschlechtsumkehr entstandenen Weibchen gegeben ist, nämlich ihre Kreuzung mit Tokyo und Hokkaido-Männchen (ebenso Fukuoka). Meine Versuche, diesen Beweis zu erbringen, fielen leider der Kriegshysterie zum Opfer.

Wir kommen nunmehr zu der so überaus wichtigen Kombination Fukuoka ♀ × Hokkaido ♂, die in F_1 lauter intersexuelle Männchen ergab, in F_2 ebenso mit Vermehrung der Weibchen und in der Rückkreuzung (Fuk × Hok) × Hok nur Weibchen. Wenn wir diesen Fall nun in Konformität mit allen anderen Tatsachen verstehen wollen, so müssen wir seiner Beurteilung die folgenden Punkte zugrunde legen: 1. Die Rasse Fukuoka gehört ebenso wie die anderen südjapanischen Rassen Kumamoto und Kyoto zu den schwachen Rassen, die in irgendwelchen Kombinationen mit den anderen schwachen Rassen keine weibliche Intersexualität liefert. 2. Da das Resultat der Rückkreuzung (Fuk ♂ Hok) × Hok = ♀ völlig identisch ist mit dem von (Tok × Hok) × Hok, so dürfte es auch die gleiche genetische Ursache haben. In letzterem Fall war es der hohe Wert von $\boxed{F}$ der Tokyo-Rasse und der niedere Wert für M der Hokkaidorasse. 3. Der Faktor T kommt in dieser Kreuzung nicht in Betracht. 4. Das normale Resultat von F_1,

Tok × Hok, welches die beiden Fälle unterscheidet, war dadurch bedingt, daß im Männchen sich ein niederwertiger Faktor M_h von Hokkaido mit einem hochwertigen M_t von Tokyo kombinierte, so ein genügend hohes Mittel ergebend. Daraus folgt nun, daß, wenn wir unserem Erklärungsprinzip treu bleiben, der Fall sich nur so erklären kann, daß die Rasse Fukuoka charakterisiert ist durch einen relativ hochwertigen Faktor $\boxed{F}$ und einen relativ schwachen Faktor M. Die erstere Annahme wird übrigens bereits aus den Tatsachen der weiblichen Intersexualität erwiesen, die ergeben hatten, daß die südjapanischen Rassen die „stärksten" unter den schwachen Rassen sind. Im alten Symbolismus ließe sich somit der Fall folgendermaßen darstellen:

Nr.	Kreuzung	Weibchen	Männchen
1	Rasse Fukuoka . . .	$\boxed{F_a}$ M_a m 140 80	F_a M_a M_a 140 80 80
2	Rasse Hokkaido . . .	$\boxed{F_h}$ M_h m 100 60	$\boxed{F_h}$ M_h M_h 100 60 60
3	Rasse Europa . . .	$\boxed{F}$ M m 110 90	$\boxed{F}$ M M 110 90 90
4	F_1 Hok × Fuk . . .	$\boxed{F_h}$ M_a m 100 80	$\boxed{F_h}$ M_h M_a = norm. Geschl. 100 60 80
5	F_1 Eur × Fuk . . .	$\boxed{F}$ M_a m 110 80	$\boxed{F}$ M_a M = norm. Geschl. 110 80 90
6	F_1 Fuk × Eur . . .	$\boxed{F_a}$ M m 140 90	$\boxed{F_a}$ M_a M = norm. Geschl. 140 80 90
7	F_1 Fuk × Hok . . .	$\boxed{F_a}$ M_h m = ♀ 140 60	$\boxed{F_a}$ M_a M_h = intersex. ♂ 140 80 60
8	F_2 (Fuk × Hok)² . .	a) $\boxed{F_a}$ M_a m 140 80 b) $\boxed{F_a}$ M_h m 140 60 — ♀	$\boxed{F_a}$ M_h M_a = intersex. ♂ 140 60 80 $\boxed{F_a}$ M_h M_h = ♀ aus genet. ♂ 140 60 60
9	F_2 (Fuk × Hok) × Hok	$\boxed{F_a}$ M_h m = ♀ 140 60	$\boxed{F_a}$ Mh M_h = ♀ aus genet. ♂ 140 60 60 = nur ♀

Soweit erklärt sich somit der Fall vollständig und wir weisen nochmals auf die glänzende Übereinstimmung in den oben genannten Tripelkreuzungen hin. (Es sei hier übrigens auf die oben erwähnten Befunde von Lenz und Christeller hingewiesen, die in F_1 Jap × Eur lauter ♂ I. erhielten. Leider versäumten beide Autoren die weitere Analyse.) Eine Betrachtung vorstehender Formeln für Männchen und intersexuelle Männchen zeigt nun eine fundamental wichtige Möglichkeit: Hier sollte sich eine bedeutungsvolle Probe auf das gesamte quantitative Prinzip ausführen lassen. Wenn etwa die intersexuellen Männchen von 8c bedingt sind durch die Kombination der relativ schwachen Faktoren M von Fukuoka und Hokkaido mit dem starken Fukuoka-F, dann muß sich das ganze Prinzip prüfen lassen, wenn wir in der Formel den Fuk- oder Hok-Faktor M ersetzen durch einen einer anderen Rasse, dessen relative Wertigkeit durch frühere Experimente bestimmt ist. Wenn wir etwa $M_a = 80$ ersetzen durch einen Faktor von der Wertigkeit 90, so sollte das Maß der Intersexualität herabgesetzt werden und so fort. Die Methode solcher Proben ist natürlich die Zusammenkreuzung von drei oder vier Rassen unter Wahrung der mütterlichen Linie Fukuoka. Eine Reihe solcher Kombinationen ist bereits ausgeführt, die wir nun analysieren müssen.

Vorher sei aber noch ein Wort über die anderen südjapanischen Rassen Kumamoto und Kyoto zugefügt. Nach allem, was über sie bekannt ist, gehören sie auch zu den stärksten unter den schwachen Rassen. Sie dürften sich also genetisch nicht viel anders verhalten als Fukuoka. Es liegen nun für sie die folgenden Tatsachen vor:

1. Kyo × Hok fehlt.
2. Kyo × Schnei gibt einen kleinen Prozentsatz intersexueller Männchen neben normalen in F_1 und F_2.
3. Kum × Hok ebenso in F_1 wie Nr. 2.
4. Kum × Schnei normal.
5. (Kum × Berl)^2 wenige intersexuelle Männchen.

Daraus folgt, daß diese Rassen sich ähnlich wie Fukuoka verhalten, aber daß die relativen Valenzwerte etwas zugunsten von M oder zuungunsten von F verschoben sein müssen. Mehr läßt sich zunächst nicht sagen nach dem spärlichen Material. (Neues ist vorbereitet.)

Wir wollen zum Schluß dieses Abschnitts aber nicht verfehlen, anzudeuten, daß eine Möglichkeit winkt, einige der Schwierigkeiten, die die männliche Intersexualität bis jetzt noch bietet, auf ganz anderem

Weg zu lösen. Wir haben bestimmte Andeutungen dafür, daß die ererbte Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Rassen vielleicht etwas mit den Resultaten zu tun hat; das Material erlaubt, obwohl bereits umfangreiche Daten in sehr mühsamen Versuchen gesammelt wurden, bis jetzt noch keine klaren Schlußfolgerungen und so erwähnen wir nur die Tatsache, daß die sich abweichend verhaltende Rasse Fiume (der Faktor T?) durch eine besonders lange, und die so charakteristische Rasse Hokkaido durch eine besonders kurze Entwicklungsdauer ausgezeichnet sind. Wir hoffen, auf den Gegenstand zurückzukommen.

V. Der Beweis der Quantitätsrelationen aus den Mehrfachkreuzungen.

1. X A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] ×
[(Schnei × Hok) × (Hok × Schnei)] 21 ♀ 5 ♂ 24 ♂ I.

Das Protoplasma[1]) F der Kombination ist Fukuoka. Damit kombinieren sich beim Männchen zwei Faktoren M. Da von ihnen einer vom Vater und einer von der Mutter stammt, so sind für ihre Herkunft die folgenden Möglichkeiten gegeben (wir bezeichnen die Rassenherkunft des Faktors durch ein angehängtes Suffix M_F = Faktor M der Rasse Fukuoka usw.):

Die resultierenden Männchen können sein, wenn nur ein Pärchen zur Kreuzung verwandt wird:

a) alle $M_H M_S$ b) $^1/_2 M_H M_S$ $^1/_2 M_S M_S$ c) alle $M_F M_H$
d) $^1/_2 M_F M_H$ $^1/_2 M_F M_S$

Da nun tatsächlich eine große Zahl der Männchen die für die Kombination $M_F M_H$ charakteristische starke Intersexualität zeigen, andererseits aber auch normale Männchen vorliegen, so haben wir wahrscheinlich die Kombination d vor uns. Das exakte Zahlenverhältnis für normale Männchen zu den intersexuellen ist allerdings nicht 1 : 1, sondern 1 : 5. Dies deutet darauf hin, daß noch etwas Weiteres im Spiel ist. Dies dürfte wohl der mit der Rasse Schnei eingeführte Faktor T sein; doch ist dafür im Augenblick kein Beweis möglich. Im übrigen stimmt das Resultat mit den Erwartungen überein, da die Valenz des Faktors M_S, wie früher gezeigt, mindestens so hoch wie die von M_F ist, also die Kombination $M_F M_S$ normal sein muß.

2. X A 52 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Hok × Kum)[2]]
5 ♀ 6 ♂ 3 ♂ I (schwach intersexuell).

[1]) Wir lassen die Zufügung „oder Y-Chromosom" jetzt immer fort.

Die Kombinationsmöglichkeiten für M M (bei stets vorhandenem Fukuoka-Plasma) sind:

a) $^1/_2$ M_S M_K $^1/_2$ M_S M_H b) alle M_S M_K c) alle M_F M_K
d) $^1/_2$ M_F M_K $^1/_2$ M_F M_H.

Die Möglichkeit d scheidet aus, da die hochgradig intersexuellen Männchen fehlen. b und c scheiden aus, da sie keine Möglichkeit für intersexuelle Männchen lassen, somit liegt a) vor. M_S M_K ist selbstverständlich normal, da keiner von beiden schwächer ist als M_F. M_S M_H muß also die schwach intersexuellen Männchen liefern. Dies entspricht nun genau der quantitativen Erwartung, da nach der früheren Analyse die relativen Werte waren:

$\boxed{F_F}$ M_F M_H d. i. e = 0: $\boxed{F_F}$ M_S M_H d. i. e = 10, also schwächere
140 80 60 140 90 60
Intersexualität.

3. X A 57. [(Fuk × Hok) × (Hok × Fuk)] × [(Hok × Kum)²]
13 ♀ 5 ♂ 2 ♂ gerade I.

Dazu ist zu bemerken, daß in dieser kontrollierten Einzelkultur der Weibchenüberschuß noch größer geworden wäre, wenn nicht die Sterblichkeit vorzugsweise weibliche Raupen nach der 5. Häutung (die männlichen haben nur 4 Häutungen) getroffen hätte.

Die folgenden Kombinationen für M M sind möglich:

a) $^1/_2$ M_H M_K $^1/_2$ M_H M_H b) alle M_H M_K c) alle M_F M_K
d) $^1/_2$ M_F M_K $^1/_2$ M_F M_H.

Von diesen scheidet d) sofort aus, wegen der stark intersexuellen Kombination M_F M_H: c) sollte ganz normal sein; b) jedenfalls einheitlich. Dagegen stimmt das Resultat auf das genauste mit a) überein. M_H M_H sollte Geschlechtsumkehr zu Weibchen bedingen. Daher der Weibchenüberschuß. Von der Kombination M_H M_K wissen wir aber, daß sie mit Kumamoto-Plasma (Kreuzung Kum × Hok) vereinzelte intersexuelle Männchen in F_1 ergibt, sie also gewiß mit dem Plasma Fukuoka liefern muß.

4. X A 58 [(Fuk × Hok) × Hok] × [(Hok × Kum)²]
8 ♀ 5 ♂ 3 ♂ gerade I.

Die Möglichkeiten für M M sind:

a) $^1/_2$ M_H M_H $^1/_2$ M_H M_K b) alle M_H M_K.

Das Resultat muß somit entweder genau wie das vorhergehende sein (a) oder entsprechend, aber ohne Weibchenüberschuß (b). Das letztere ist der Fall. Wir glauben, daß gerade diese beiden Kombinationen zusammen mit den bereits früher besprochenen, die nur Weibchen oder

nur intersexuelle Männchen gaben, einen glänzenden Prüfstein für die Richtigkeit unseres Erklärungsprinzips abgeben. Weitere Zuchten dieser Art gehörten leider wieder zu den Kriegsopfern.

Hierher gehören nun auch ein paar der unbeabsichtigten Tripelkreuzungen, die sich in Herrn Machidas Zuchten finden. Da ist:

5. (Fuk [Tokyo?] × Hok) ♂ (Hok ♀ Tok)[1]) und

(Fuk × Hok) ♂ (Tok × Hok), was die gleichen Verhältnisse ergibt. Wir haben hier Fuk-Plasma, das sich kombiniert mit M_H M_H und M_T M_H. Ersteres bedeutet Geschlechtsumkehr; letzteres müssen normale Männchen sein, da der starke Faktor M_T keine männliche Intersexualität erlaubt. (Das Experiment prüft somit die Stärke von M_T im Vergleich mit M_F.) Es sind also keine intersexuellen Männchen zu erwarten, wohl aber ♀ : ♂ = 3 : 1.

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
M 51, 14	58	27
M 39, 14	67	21
M 46, 14	30	10
M 47, 14	54	19
M 48, 14	28	11
	237 :	88

Also das erwartete Resultat, wenn M_T stärker ist als M_F, was wir ja von der weiblichen Intersexualität her als Tatsache kennen.

In allen vorher betrachteten Fällen war das Plasma (Faktor F) stets von der Rasse Fukuoka. Die Gegenprobe sollte nun darin bestehen, daß die Geschlechtsfaktoren der intersexuellen Männchen mit anderen in ihrem Verhalten bekannten Faktoren F kombiniert werden. Dies ist in folgenden Zuchten der Fall[2]):

1. Tokyo × (Fuk × Hok) (Intersexuelles Männchen)

Bezeichnung	Weibchen	Männchen
M 24, 18	83	66
M 26, 14	73	32
M 27, 14	67	63

[1]) Es handelt sich also wieder um die oft genannte weibliche Linie M 8, 13.

[2]) Die von Machida stammenden Zuchten M wurden unabsichtlich ausgeführt, da die oben S. 75 gemachten Feststellungen unbekannt waren. Die Herkunft der Faktoren M ist früher geschildert. Sie stammen alle von der Zucht M 8, 13 usw.

Die resultierenden Männchen haben zum Tokyo-Plasma die Geschlechtsfaktorenkombinationen $M_T M_F$ oder $M_T M_H$. Beide müssen normale Männchen geben.

Hier findet sich nun ein Ausnahmeresultat, nämlich:

M 14, 25 84 ♀ 20 ♂ 14 ♂ I.

Wir kommen darauf später zurück.

2. [Tokyo × (Fuk × Hok)]² (aus M 24, 25, 26.)

Bezeichnung	Weibchen	Männchen	Inters. Männchen
M 42, 15	11	6	2
M 43, 15	5	4	3
M 44, 15	18	14	2
M 45, 15	11	4	—
M 46, 15	7	10	—
M 47, 15	7	8	1
M 48, 15	6	9	—
M 49, 15	7	3	—
M 51, 15	9	—	
M 52, 15	35	1	1
M 53, 15	7	—	—

Das Plasma ist stets wieder Tokyo. Die resultierenden Männchen können folgende Kombinationen zeigen:

a) $^1/_2 M_F M_T$ $^1/_2 M_F M_F$ b) $^1/_2 M_F M_T$ $^1/_2 M_F M_H$ c) $^1/_2 M_H M_T$ $^1/_2 M_H M_F$
d) $^1/_2 M_H M_T$ $^1/_2 M_H M_H$

Aus den Tokyo-Hokkaidokreuzungen ergibt sich, daß d) Weibchenüberschuß und normale Männchen liefern würde. a) könnte nur normale Nachkommenschaft zeigen. Dagegen sind in b) und c) intersexuelle Männchen neben normalen zu erwarten, nämlich in der Kombination $M_F M_H$. (Über die Zahlenverhältnisse s. die früheren Erörterungen.) Das Resultat zeigt alle Typen.

3. [Tok × (Fuk × Hok) ♂ I] × [Fuk × Hok²] ♂ I.

Plasma ist Tokyo. Das Weibchen hat den Faktor M_F oder M_H, das Männchen $M_F M_H$. Ersteres Weibchen müßte nach Vorstehendem liefern Weibchen, Männchen und intersexuelle Männchen, letzteres Weibchen aber nur Weibchen (darunter die Geschlechtsumkehrweibchen $M_H M_H$) und intersexuelle Männchen (Teil von $M_F M_H$). Resultat:

M 15, 75 29 ♀ 1 ♂ I.

Also der zweite Fall.

Die beiden letzten Resultate zeigen uns, daß M_F, was wir schon wissen, stärker ist als M_H. Es dürfte aber dem starken F von Tokyo gegenüber immer noch so schwach sein, daß nur eine Anzahl Plus-Individuen noch intersexuell werden, die anderen aber in Weibchen verwandelt sind, wie die sehr niedrigen Zahlen der intersexuellen Männchen zeigen. Damit stimmt denn auch das sonst unerklärliche Resultat der folgenden Kreuzung überein:

M 14, 45 (Tok × Hok) × [Hok × (Tok × Fuk)] 69 ♀

Die Männchen sind entweder $M_H M_T$ oder $M_H M_F$, die Weibchen alle M_H. Die zweite Kombination gibt also das gleiche Resultat wie in Nr. 3. Dort war noch ein intersexuelles Männchen aufgetreten, hier fehlt es.

Hier sei übrigens auf einen Punkt hingewiesen, der den Wert der quantitativen Interpretation einerseits und die Unmöglichkeit, mit gewöhnlichen mendelistischen Begriffen auszukommen, andererseits illustriert. Die Rückkreuzung mit einem intersexuellen Männchen ergab normale Nachkommenschaft, deren Nachkommen aber zeigten wieder Intersexualität. Man könnte danach Intersexualität für einen rezessiven Charakter halten. Wären aber die gleichen intersexuellen Männchen mit der Fukuokarasse rückgekreuzt worden, so hätten sie nur intersexuelle Nachkommenschaft erzeugt, mit der Hokkaidorasse aber nur normale und dies für jede folgende Generation. Nur eine quantitative Relation zweier Variabeln (resp. dreier) kann dies wie alles andere erklären.

VI. Die Extramännchen.

So wie wir bei den Zuchten mit Geschlechtsumkehr der Weibchen einige Extraweibchen gelegentlich fanden, für die oben eine Erklärung versucht wurde, ebenso finden wir bei den Zuchten mit Geschlechtsumkehr der Männchen gelegentlich einige Extramännchen, wie die Tabelle S. 86 für die Rückkreuzung (Tok · Hok) × Hok zeigt. Es ist naheliegend, diese Erscheinung nach dem gleichen Prinzip wie die reziproke zu erklären, nämlich durch „Nichtauseinanderweichen" der X-Chromosomen im Sinne von Bridges. Wenn wir die gleiche Sachlage wie früher annehmen, so dürften sich (s. Ableitung S. 68 ff.) gelegentlich Spermatozoen XX finden. Wenn diese ein Ei mit X befruchten, so entständen Männchen mit XXX. Wenn wir für diese das früher benutzte Potenzschema der Rückkreuzung (Tok · Hok) · Hok aufstellen, so lautet es

F_T	M_H	M_H	M_H
160	60	60	60

und das wäre ein normales Männchen. Zu dem gleichen Resultat können wir auch auf noch einfachere Weise gelangen, nämlich wenn wir annehmen, daß gelegentlich das Nichtauseinanderweichen in der Spermatogenese stattfindet, also direkt Spermatozoon XX und o gebildet werden. Eine genetische Analyse der Nachkommenschaft von Extramännchen konnte leider noch nicht ausgeführt werden.

Ein cytologischer Nachweis, wie ihn Bridges erbringen konnte, dürfte bei den Extraweibchen schwer sein, dagegen ließe er sich bei den Extramännchen erbringen, wenn auch nur unter Schwierigkeiten, da die betreffenden Stadien bereits in der Raupe sich abspielen. Bei normalen Männchen sollten dann natürlich auch gelegentlich solche Unregelmäßigkeiten nachzuweisen sein. Das Einzige, was wir bis jetzt fanden, ist eine einzige Spermatocyte II. mit einem Chromosom weniger als normal, also 30 statt 31.

7. Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität.

Wir haben bei Darstellung der genetischen Resultate des öfteren darauf hingewiesen, daß die genetische Analyse der Intersexualität nur bis zu einem gewissen Punkt führen kann: daß sie den Erbmechanismus erklärt, in dessen Bereich das Phänomen fällt, und daß sie das vom Mechanismus Bewegte mit gewissen symbolischen Attributen ausstatten kann, die ein formales Verständnis des Phänomens erlauben. Das Phänomen selbst ist aber damit noch keineswegs erklärt. Das wird ohne weiteres klar, wenn wir einen Blick auf die intersexuellen Individuen selbst werfen. Da haben wir zunächst einmal intersexuelle Weibchen und Männchen, die typisch verschieden sind und auf den ersten Blick voneinander getrennt werden können. Die genaue anatomische Untersuchung vergrößert diese Unterschiede noch. Sodann zeigt das Studium beider Typen intersexueller Individuen, daß die Intersexualität nicht, wie der Name besagt, eine Stufe zwischen den Geschlechtern darstellt, die alle Organe gleichmäßig betrifft, sondern daß eine ganz eigenartige Reihenfolge besteht, in der die einzelnen Organe sich mit zunehmender Intersexualität nach dem andern Geschlecht hin umwandeln. Keine genetische Formel könnte dafür eine Erklärung liefern: es ist eben eine Tatsache der Entwicklungsphysiologie, deren Analyse im

Verein mit der genetischen Erkenntnis den Schlüssel zum Phänomen der Intersexualität liefern muß.

Wir haben schon von unseren ersten Veröffentlichungen an auf die Wichtigkeit dieses Punktes hingewiesen und waren uns auch völlig klar darüber, daß hier der Schlüssel für das ganze Problem liegt. Aber erst nach mehrjähriger Arbeit wurde uns das einfache Gesetz klar, das dem zugrunde liegt und das nun mit einem Schlag alles Unverständliche klärt und die verwickeltsten Einzelheiten selbstverständlich erscheinen läßt. Dies Gesetz lautet:

Die Reihenfolge, in der die Organe intersexueller Individuen sich mit zunehmender Intersexualität in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist die Umkehr der Reihenfolge der embryonalen (incl. larvalen) Differenzierung. Das heißt somit, daß die Organe oder Teile von Organen, die in der Larve sich zuletzt ausbilden, die ersten sind, die die Zeichen der Intersexualität, Umbildung in der Richtung auf das andere Geschlecht, erkennen lassen; und daß die Organe, die frühzeitig in der Larve sich differenzieren, die letzten sind, die von der intersexuellen Umbildung betroffen werden. Aus diesem Gesetz und seinem Einzelstudium folgt somit die entwicklungsphysiologische Erklärung des Phänomens der Intersexualität:

Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung mit einem Geschlecht, seinem genetischen (hetero- oder homozygoten = XY oder XX) Geschlecht differenziert und von diesem Punkt an, trotz unveränderter genetischer Beschaffenheit, seine Entwicklung mit dem anderen Geschlecht beendet. Ein intersexuelles Weibchen ist ein genetisches Weibchen (Mm — XY), das an einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung plötzlich aufhört ein Weibchen zu sein und seine Entwicklung als Männchen vollendet. Ein intersexuelles Männchen ist ein genetisches Männchen (MM = XX), das sich bis zu einem bestimmten Punkt seiner Entwicklung als Männchen differenziert, von da an aber plötzlich seine Entwicklung als Weibchen beendet. Das Maß der Intersexualität ist somit nichts als ein Ausdruck für die späte (schwache Intersexualität) oder frühe (hohe Intersexualität) Lage dieses Drehpunktes innerhalb der Entwicklung. Alle Organe, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen die Charaktere des genetischen Geschlechts,

alle, die sich nachher differenzieren, die des entgegengesetzten Geschlechts. Alle zur Zeit des Drehpunkts differenzierten Organe, für die physiologisch die Möglichkeit der Ent- oder Umdifferenzierung gegeben ist, tun es auch; die aber, für die es eine physiologische Unmöglichkeit ist, bleiben.

Diese Sätze sollen nun im einzelnen bewiesen werden.

I. Die Antennen.

A. Weibliche Intersexualität.

Wir haben gesehen, daß bereits der erste sichtbare Anfang weiblicher Intersexualität Veränderungen an den Antennen in männlicher Richtung erkennen läßt. Einzelne der Seitenfiedern in der Region der Antennen, die etwa $^2/_3$ der Länge von der Basis entfernt ist, beginnen länger zu werden. Dann werden auch die anderen Fiedern länger und dann schreitet die Verlängerung systematisch mit steigender Intersexualität fort, bis bei starker Intersexualität praktisch männliche Antennen erreicht sind. Die Tatsachen sind in Fig. 97—123, Taf. VI, VII illustriert.

Die wiedergegebenen Photographien bedürfen wohl kaum einer besonderen Erläuterung. Taf. VI, Fig. 97 zeigt die Antennen eines normalen Weibchens. Dann folgen in Fig. 98, 99 die Stadien gerade eben beginnender Intersexualität. Fig. 100—105 zeigen das Verhalten der weiteren Stufen beginnender Intersexualität. Dann folgt in Fig. 106—109 die Reihe schwacher, in Fig. 110—115 mittlerer, in Fig. 116—121 starker und in Fig. 122, 123 höchstgradiger Intersexualität. Die Reihe wird mit dem normalen Männchen Fig. 124 abgeschlossen. Es ist natürlich zu beachten, daß die Individuen dieser Reihe nicht von gleicher Körpergröße sind und die Länge der Fiedern daher im Verhältnis zur Antennenlänge betrachtet werden muß. Wegen der Herkunft der als Beispiel gewählten Individuen s. die Tafelerklärung. Wie erklärt sich dies nun nach oben genannten Gesetzen? In der Raupe sind bekanntlich die Antennen als Imaginalscheiben vorhanden. Sie stellen in diesem Stadium umgestülpte Schläuche dar, die mit der Verpuppung ausgestülpt werden und nun unter der Chitinplatte der Puppenantenne liegen. Alsbald beginnt eine Faltung im Schlauch aufzutreten, die sehr schnell zur Bildung der Seitenfiedern führt, die also von Anfang an in ihrer ganzen, beim Weibchen sehr geringen Länge differenziert werden. Schon in einer vier Tage alten

Puppe ist die Antenne in ihrer Form fertig. Sie füllt dabei in keiner Weise den Raum aus, der unter dem antennalen Puppenschild gegeben ist. Weiterhin findet dann nur die innere Differenzierung des Organs statt, bis am Ende der Puppenperiode die Chitinisierung des Organs einsetzt. In diesem Zustand zeigt sie Fig. 20 auf dem Puppenschild.

Die Verhältnisse der intersexuellen Weibchen werden daraus ohne weiteres klar. Wenn der „Drehpunkt" kommt und die Entwicklung plötzlich eine männliche wird, fangen die Seitenfiedern an, in der Richtung auf die männliche Länge auszuwachsen und sie tun das, bis der Prozeß der Chitinisierung, ein unabhängig determinierter Entwicklungsvorgang, dem Wachstum ein Ende bereitet. Es ist klar, daß daher die Länge der Fiedern um so größer wird, je früher der „Drehpunkt" in der Puppenzeit liegt. Fällt er aber, bei starker Intersexualität, in den Anfang oder gar vor die Puppenperiode, dann differenzieren sich die Fiedern von Anfang an männlich. Dies zeigt also mit voller Klarheit für die Antennen, daß das Maß ihrer Intersexualität eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts ist.

Fig. 20. Pupale Antenne auf ihrem Chitinschild liegend.

Interessanterweise wird dies nun noch durch eine merkwürdige Einzeltatsache bestätigt. Eine vergleichende Betrachtung der intersexuellen Typen zeigt, daß die Fiederung der Antennen sichtlich schneller nach der männlichen Seite zu anwächst, als es der Fall wäre, wenn sie die Funktion nur dieses einen Zeitfaktors wäre. Anders ausgedrückt steigt die Intersexualitätskurve der Antennen nicht arithmetisch, sondern geometrisch an. Die Erklärung dafür ergibt sich aus einem Vergleich

der Entwicklungszeiten normaler und intersexueller Weibchen, wobei wir hier nur die Zeit der Puppenruhe in Betracht zu ziehen brauchen. Die Mittelwerte dieser Zeiten waren in einer Reihe von Einzelversuchen unter praktisch identischen Bedingungen in Tagen:

Rasse	normale Weibchen	normale Männchen	Differenz
Hokkaido	14,33	17.75	3,42
Massachusetts . . .	13,5	18	4,5
Schneidemühl . . .	15	17	2
Aomori	15,63	18,63	3
Ogi	16	20.33	4,33
Gifu	12	17,5	5,5
Tripelbastard a . . .	14,43	17	2,57
Tripelbastard b . . .	14,4	18,2	3,8
Tripelbastard c . . .	14,58	19	4,42

Normale Männchen hatten somit im Mittel verschiedenartiger Rassen eine um 3,73 Tage längere Puppenruhe als die entsprechenden Weibchen.

Es zeigt sich nun, daß die Zeit der Puppenruhe bei intersexuellen Weibchen verlängert wird, also ebenfalls mehr männlich wird. Es geht dies aus der folgenden Tabelle hervor, in der die Intersexualitätstypen beginnend, schwach usw. mit I, II, III, bezeichnet sind.

Kreuzung	Typ der Intersexualität	Inters. Weibchen	Normale Männchen	Differenz
Mass × [(Gif × Ao)²]	I	15	18,4	3,4
	III—IV	17,5	18,4	0,9
Mass × Ogi	III	17,4	18,6	1,2
(Mass × Hok) × Ogi	III	18,4	20,14	1,74
(Mass × Hok) × Ao	III—IV	17,08	17,86	0,78
Mass × [(Ao × Gif)²]	III u. III—IV	17,1	18,45	1,35
[(Kum × Schnei)²] × [(Gif × Ao)²]	I	16,6	19,46	2,96

Daraus ergibt sich im Vergleich mit der vorigen Tabelle, wenn wir wieder alle Zahlen zusammennehmen, ohne auf spezifische Differenzen der involvierten Rassen Rücksicht zu nehmen:

Differenz normal ♂-normal ♀ 3,73 Tage
Differenz normal ♂-♀ beginnend I 3,13 Tage
Differenz normal ♂-♀ mittel I 1,43 Tage
Differenz normal ♂-♀ fast stark I 0,84 Tage

Dies zeigt also, daß intersexuelle Weibchen nicht nur für das Wachstum der Antennenfiedern die Zeit vom Drehpunkt bis zum normalen Einsetzen der Chitinisierung zur Verfügung haben, sondern noch dazu die durch spätere Chitinisierung (längere Puppenruhe) hinzukommende Zeit. Der Fortschritt der Antennenfiederlänge mit steigender Intersexualität ist somit ein geometrischer.

Diesen prinzipiell wichtigen Tatsachen seien noch ein paar kleine Einzelbeobachtungen zugefügt, die schon in früheren Mitteilungen von uns und unserem Mitarbeiter Poppelbaum enthalten sind.

1. Es ist ziemlich häufig, besonders bei beginnender Intersexualität, daß die Verlängerung der Fiedern in der rechten und linken Antenne verschieden ist. Fig. 98, 99 zeigt ein solches Beispiel. Ebenso kommt es aber auch vor, daß innerhalb einer Antenne ihre beiden Fiederreihen sich verschieden verhalten. s. Fig. 22. Solche Störungen der normalen Symmetrie sind recht häufig bei intersexuellen Individuen und werden uns noch vielfach begegnen.

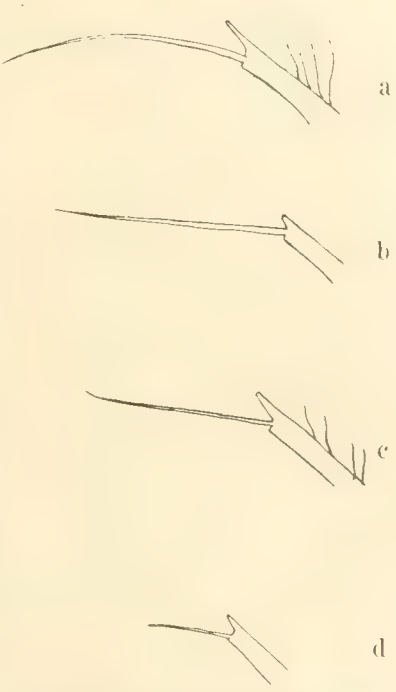


Fig. 21. Freies Ende von Antennenfiederchen. a ♂, b, c ♀ I., d .

2. Einzelne der Struktureinzelheiten folgen in der intersexuellen Reihe ebenfalls dem Verhalten der Fiederung. Das trifft für die im männlichen Fühler sehr zahlreichen beim Weibchen nur in geringer Zahl vorhandenen Sinneshaare zu. Ihre Zahl steigt mit steigender Intersexualität. Das gleiche gilt für die Länge der Sinnesborste am Ende der Fieder. Sie ist kurz beim Weibchen, lang beim Männchen, intermediär bei intersexuellen Weibchen. Oft aber sind sie bei diesen noch länger als beim normalen Männchen, wie wir schon früher berichteten (Fig. 21). Wir wiederholen hier eine von Poppelbaum früher veröffentlichte Tabelle, die die Korrelation von Fiederlänge und Sinnesborstenlänge zeigt.

Länge der Antennenfiedern und Sinnesborsten (Einheit ca. 14 μ).

Typ	10. Fieder	Sinnesborste	20. Fieder	Sinnesborste	30. Fieder	Sinnesborste	40. Fieder	Sinnesborste	Längste Sinnesborste
Männchen	150	25	215	27	190	18	70	10	31
	140	25	160	26	150	25	100	13	35
absteigende	120	**40**	140	**32**	113	21	70	13	40
Serie inter-	80	35	100	**32**	90	26	60	**15**	35
sexueller	70	29	120	25	110	**32**	60	**15**	34
Weibchen aus	56	12	80	15	60	10	48	7	26
dispar ♂ japy	67	17	49	7	45	7	34	6	18
und jap Br.	35	13	35	8	38	8	33	6	15
	32	8	34	7	38	6	30	4	9
Weibchen	24	10	31	11	31	12	35	9	12

Fig. 22. Entsprechende Glieder unregelmäßig gezahnter Antennen eines intersexuellen ♀.

Ein systematisches morphologisches und entwicklungsgeschichtliches Studium könnte natürlich noch mancherlei Einzelheiten dieser Art zutage fördern.

B. Männliche Intersexualität.

Intersexuelle Weibchen und Männchen sind im Verhalten der Antennenfiederung prinzipiell verschieden. Während bei ersteren die Fiederung das erste sichtbare Zeichen von Intersexualität ist, haben intersexuelle Männchen bis hinauf zu mittlerer Intersexualität völlig normale männliche Antennen (Taf. IV, V). Nach unseren vorherigen Ausführungen wundert uns das nicht weiter; denn wir wissen ja, daß die Antennenfiedern sich sehr frühzeitig in der Puppe differenzieren. Und wenn es auch verständlich war, daß die kurzen Fiedern des Weibchens nach dem Drehpunkt in die Länge wuchsen, so könnte man schwerlich erwarten, daß lange Fiedern des Männchens nach ihrer Differenzierung nochmals zusammenschrumpfen. So wird die anfangs paradox erscheinende Tatsache zu einer prachtvollen Bestätigung des Zeitgesetzes der Intersexualität.

In den höheren und höchsten uns bekannten Stufen männlicher Intersexualität aber findet sich etwas sehr Merkwürdiges: Gewöhnlich ist die äußere der zwei Fiederreihen jeder Antenne normal männlich, die innere Reihe aber ist entweder völlig weiblich oder basal weiblich und peripher männlich mit Übergängen dazwischen. Fig. 125—130, Taf. VII illustrieren dies Verhalten von Männchen der Zuchten X A 50 und 51 (s. o.). Hier hätten wir einen schönen Prüfstein der Theorie: Die Erklärung müßte sein, daß der Drehpunkt bald nach der Verpuppung in die Zeit der Fiederdifferenzierung fällt und daß die innere Fiederreihe sich nach der äußeren differenziert und zwar in der Richtung von der Peripherie zur Basis. Wir konnten leider bisher die betreffenden entwicklungsgeschichtlichen Studien noch nicht anstellen.

II. Die Flügelform.

Die Form der Flügel intersexueller Tiere bietet einen weiteren schönen Beleg für die Interpretation. In Kürze ist die Haupttatsache die, daß die intersexuellen Weibchen bis zur starken Intersexualität hinauf die weibliche Flügelform beibehalten. Und erst bei starker Intersexualität beginnen sie männliche Form anzunehmen. Bei den intersexuellen Männchen dagegen haben schon auf etwa mittleren Stufen die Flügel eine mehr oder minder weibliche Form. Ein Blick auf die Tafeln zeigt dieses Verhalten. Während nun die Flügel normal geschlüpfter intersexueller Weibchen keinerlei Defekte zeigen, sind die Flügel intersexueller Männchen schon von den höheren Graden schwacher Intersexualität ab stets aufgebogen, gewölbt, verkrumpelt und breiten sich selten bei der Entfaltung glatt aus. (Wie auffallend dies ist, geht daraus hervor, daß einer unserer Mitarbeiter, dem die Interpretation unbekannt war, diese Männchen stets als verkrüppelt notierte.) Die abgebildeten Tiere lassen dies noch erkennen, indem sie schlecht gespannt aussehen.

Die Erklärung für diese Tatsachen ist sehr einfach. Die Form des Flügels ist bereits in der Imaginalscheibe einigermaßen gegeben. Wenn bei der Verpuppung der Flügelsack ausgestülpt wird, hat der häutige Puppenflügel bereits in den Grundzügen die Form des späteren Flügels. Die intersexuellen Weibchen bis zum Grad „stark" sind nun solche, bei denen der „Drehpunkt" erst nach der Verpuppung kommt. Der in der Flügelscheide fixierte Sack kann dann kaum mehr seine oblonge Form in eine kurze, dreieckige verwandeln. Stark intersexuelle Weibchen aber, ebenso wie höchstgradig intersexuelle, sind solche, bei

denen der Drehpunkt vor der Verpuppung liegt und daher der eingestülpte Flügelsack der Imaginalscheibe noch die Möglichkeit hat, seine Form durch differentielles Wachstum zu ändern. Je nach der Zeit, die dann noch bis zur Verpuppung verbleibt, wird dies mehr oder minder durchgeführt, und so können hier noch einige Übergänge von weiblicher zu männlicher Flügelform erscheinen. Es sei übrigens bemerkt, daß hier wie in allen intersexuellen Organen, gelegentlich Störungen der Symmetrie durch Vorauseilen einer Seite vorkommen. Taf. II, Fig. 31 zeigt ein solches stark intersexuelles Individuum, bei dem die Flügel rechts noch mehr weiblich sind als links.

Bei den intersexuellen Männchen ist die Situation anders. Während ein einmal in der Flügelscheide fixierter Larvenflügel sich kaum mehr verkürzen kann, kann in einem männlichen Puppenflügel sehr wohl ein Längenwachstum in der Flügelfläche stattfinden. Da aber das Flügelchen in seiner Scheide fixiert ist, so kann das Wachstum nicht regulär sein, und so kommt der merkwürdige verkrumpelte und gewölbte Flügel zustande, ein Gebilde, dessen Flächenwachstum bei kaum veränderlicher Form stattfand. Auch hier kann die weitere embryologische Untersuchung manches Neue zutage fördern.

III. Das Abdomen.

Wie alle anderen Organe zeigt auch das Abdomen die verschiedenen Intersexualitätsstufen in Form, Größe, Farbe, Behaarung. Wir sehen hier zunächst von der Farbe ab, die später mit der Flügelfärbung besprochen wird.

A. Weibliche Intersexualität.

Form und Größe des Abdomens sind bei den niederen Stufen weiblicher Intersexualität noch typisch weiblich, wie die Abbildungen zeigen. Die Größe bleibt auch so bis hinauf zur mittleren Intersexualität vom Aomorityp. Erst dann finden wir allmählich bei starker Intersexualität die Abnahme der Größe, die allmählich zu einem männlichen Abdomen führt. Die Form des Abdomens aber wird im wesentlichen durch die Art der Behaarung bestimmt. Das weibliche Abdomen erscheint hinten abgestumpft und abgerundet infolge des dichten Pelzes von Afterwolle. Dazu kommt noch, daß die letzten Segmente mit dem Legeapparat gewöhnlich eingezogen sind. Das männliche Abdomen erscheint hingegen zugespitzt durch den Haarpinsel, den es am Ende

trägt, der die nicht zurückziehbaren Kopulationsorgane verdeckt. Die Afterwolle, wie auch die übrige wollige Behaarung des weiblichen Abdomens verschwindet allmählich im Übergang zur mittleren Intersexualität und macht der glatt anliegenden männlichen Behaarung und dem Endpinsel Platz. Im einzelnen unterliegt aber dieser Prozeß beträchtlichen Variationen und scheint zeitlich sehr unregelmäßig vor sich zu gehen, so daß eine unendliche Fülle von scheinbaren Mosaikbildungen entsteht durch Beimischung von männlicher Behaarung zur weiblichen. Am Ende der mittleren Intersexualität stehen dann gewöhnlich Abdomina, die mit der Dicke des weiblichen Abdomens die Form des männlichen verbinden (Fig. 29, Taf. II). Bei den höchsten Stufen der Intersexualität ist dann die Form im allgemeinen männlich. Aber es kommen recht häufig Verbiegungen des Abdomens, Defekte in der Behaarung und dergleichen Irregularitäten vor, die eine Einzelinterpretation schwer machen. Sie mögen z. T. durch die Schwierigkeiten des Ausschlüpfens verursacht sein, es können aber auch Hemmungs- und Defektbildungen sein. Wir sehen deshalb von Einzelbeschreibungen ab und verweisen auf die Abbildungen unserer Arbeit von 1912. Dagegen müssen wir noch einen anderen Punkt erwähnen, der eine sehr bemerkenswerte Illustration zum Zeitgesetz der Intersexualität liefert. Es ist dies die früher schon erwähnte Besonderheit der intersexuellen Weibchen vom Aomorityp. Ihre gesamte Organisation beweist, daß es Weibchen sind, für die der Drehpunkt direkt nach der Verpuppung einsetzte. Nun ist ja der Umfang des Abdomens durch die Größe der Puppe bedingt und diese wieder durch das Wachstum und die Fettspeicherung der Raupe in den letzten Stadien. Die Puppen dieses Typus sind denn auch große, typisch weibliche Puppen. Dagegen entwickelt sich nun in ihnen, wie wir später sehen werden, das Ovar nicht, so daß an Stelle der beim Weibchen den Leib anfüllenden Hunderte von Eiern nur eine kleine embryonale Drüse vorhanden ist. So wird denn auch das Reservefett, das zum Wachstum der Eier verbraucht werden sollte, nicht benutzt und der Leib des ausschlüpfenden intersexuellen Weibchens ist prall mit einer braunen Flüssigkeit gefüllt, nämlich Blut mit abgebautem Reservematerial. Aus der Flüssigkeit fallen in Alkohol reichlich Kristallplättchen aus. Da die Flüssigkeit sichtlich ein größeres Volum einnimmt als die Eier, sind die Intersegmentalmembranen ausgedehnt, der Leib aufgedunsen und den Tieren gelingt es daher gewöhnlich nicht, aus der Puppenhülle herauszukommen. Und auch bei Geburtshilfe passiert es oft, daß das dünne, gespannte Chitin des Abdomens reißt.

Wie schon gesagt, ist dies ein sehr schönes Beispiel für das Prinzip. Es zeigt, wie das Einsetzen des Drehpunktes plötzlich alle weibliche Entwicklung endet: und wie dann das, was nicht mehr geändert werden kann, hier die Dicke des Abdomens und die Reservestoffe, nun in ein ganz paradoxes Verhältnis zu den anderen Teilen geraten: Das Maß des Abdomens ist weiblich, aber seine Form ist männlich. Die Reservestoffe für den Aufbau des Eidotters sind vorhanden, finden aber keine Verwendung. Die Größe der Puppenhülle ist angepaßt für den Umfang des Eischatzes im Abdomen, paßt aber nicht für den flüssigkeitsgeschwollenen Leib. Das dicke weibliche Abdomen ist hergerichtet, um die heranwachsenden Eiröhren zu bergen. Aber die Eiröhren wachsen nicht und das Abdomen bleibt leer.

B. Männliche Intersexualität.

In den ersten Stufen männlicher Intersexualität ist das Abdomen, wenn wir wieder von der Farbe absehen, noch männlich. Es nimmt aber etwa mit beginnender mittlerer Intersexualität weibliches Aussehen an, in erster Linie dadurch, daß die Behaarung weiblich wird. Die Körperbehaarung wird wollig und am Hinterende findet sich echt weibliche Afterwolle. Der Leib selbst ist zunächst kaum dicker als der männliche, erscheint bloß dicker durch den Haarpelz. In den höchsten beobachteten Stadien männlicher Intersexualität ist aber auch das Abdomen selbst breiter als beim Männchen, ja so dick wie bei einem kleinen Weibchen. Die Abbildungen der Tafeln IV, V illustrieren die Tatsachen besser als weitere Beschreibungen. Es fehlen aber die stets zu Sektionen verwendeten Leiber der extremsten Individuen. In Fig. 96 ist der Umriß des Leibes eingezeichnet.

Es sei übrigens hier nochmals auf die entwicklungsmechanisch hoch bedeutsame Tatsache hingewiesen (die sich bei männlicher wie weiblicher Intersexualität ergab), daß die Dicke des Abdomens nichts mit der Größe des Eierstocks zu tun hat, sondern unabhängig determiniert ist (s. auch die bekannten Experimente Meisenheimers).

IV. Die Geschlechtsorgane.

Weitaus das interessanteste Material für die Analyse der Intersexualität findet sich begreiflicherweise im Geschlechtsapparat. Wir beginnen mit

A. Die Gonaden.

Zum Verständnis des intersexuellen Verhaltens der Gonaden ist die Kenntnis ihrer normalen Entwicklung erforderlich. Wir schicken daher einen kurzen Abriß voraus.

a) Die Entwicklung der normalen Geschlechtsdrüsen.

Die männliche Drüse. In der gerade aus dem Ei geschlüpften Raupe finden sich im 5. Abdominalsegment ein paar nierenförmige

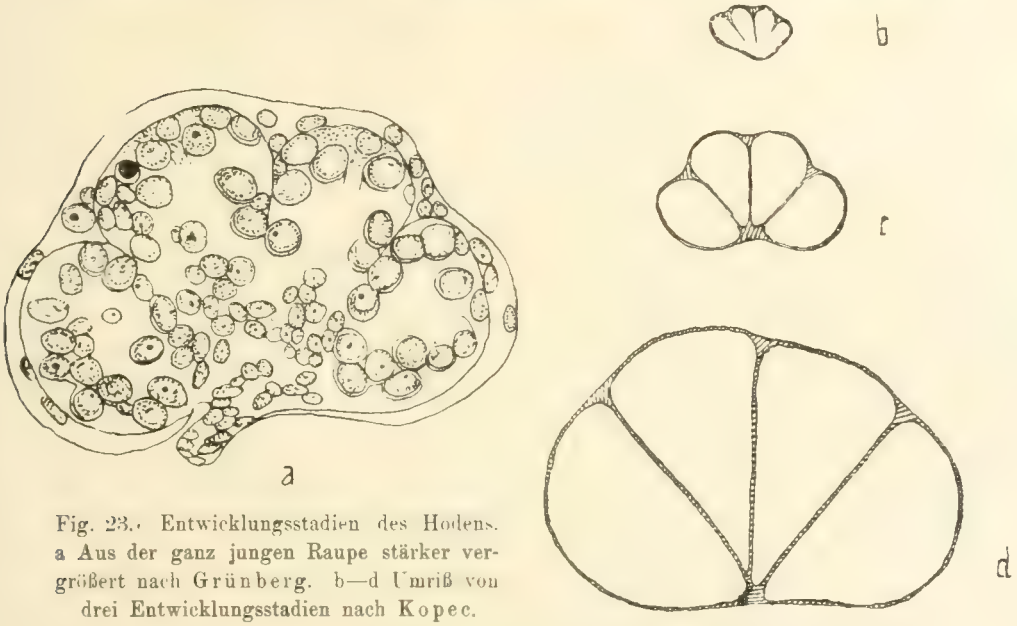


Fig. 23. Entwicklungsstadien des Hodens. a Aus der ganz jungen Raupe stärker vergrößert nach Grünberg. b—d Umriß von drei Entwicklungsstadien nach Kopec.

Hoden, die bereits die Einteilung in die vier Hodenfächer erkennen lassen. Im Verlauf der Raupenentwicklung ändert sich in der groben Morphologie der Drüse sehr wenig, dagegen findet die Spermatogenese statt, die bereits zur Zeit der 4. Häutung der Raupe zur Bildung reifer Spermatozoen geführt hat. Etwa zur Zeit der Verpuppung verschmelzen die beiden nierenförmigen Hoden zu einem einheitlichen kugeligen Gebilde, an dessen Hinterrand die beiden vasa deferentia inserieren. Das Bindegewebe, das den fertigen Hoden bedeckt, ist dorsal dunkel pigmentiert, Fig. 23 gibt ein paar Stadien der Hodenentwicklung wieder.

Der Eierstock. Das Ovar der eben ausgeschlüpften Raupe ist von dem Hoden kaum verschieden, außer daß die Insertion der Ausfuhrgänge nach außen statt nach innen gekehrt ist(?) Der Unterschied

der Gonaden wird aber sehr bald deutlich, einmal indem die Ovarien stets viel kleiner sind als gleichaltrige Hoden, sodann, indem die Kammern des Eierstockes zu den Eiröhren heranwachsen (Fig. 24).

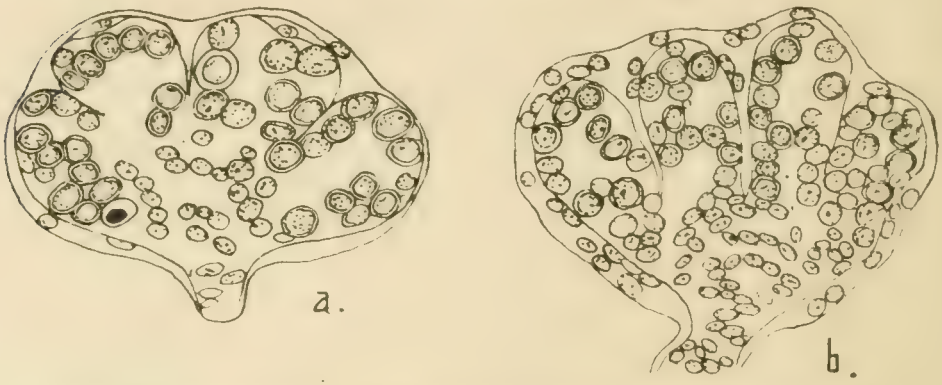


Fig. 24. Ovarialentwicklung. a, b Jüngste Stadien vergrößert nach Grünberg.

Allmählich wachsen sie so in die Länge, daß sie sich dicht aufknäueln und der ganze Knäuel ist dann in ein lockeres Bindegewebe eingebettet. So sieht dann der Eierstock in den älteren Raupenstadien aus. Im Innern der Eiröhren geht aber allmählich die Differenzierung der Gruppen von Ei- und Nährzellen vor sich, die Eier treten in ihre Wachstumsperiode ein und die charakteristischen Eikammern der Insekten bilden sich. Bei der jungen Puppe erleidet nun die noch recht kleine Drüse eine merkwürdige Veränderung; die Eiröhren werden hinten aus der bindegewebigen Hülle herausgezogen, wie es Fig. 25 von einer jungen Puppe zeigt. Dann erst beginnt das Hauptwachstum und die Eiröhren wachsen zu den langen, den ganzen Leib erfüllenden Gebilden des Schmetterlings heran (Fig. 26). (Wegen aller hier nicht

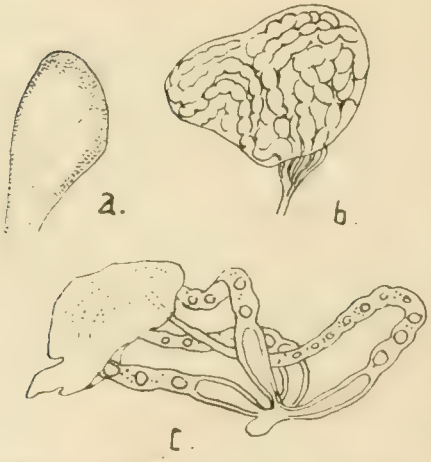


Fig. 25. Umrißskizzen der Eierstocksentwicklung nach Meisenheimer.
a Junge Drüse. b Die aufgeknäuelten Eiröhren der älteren Raupe. c Die Loslösung der Röhren aus der Bindegewebshülle in der Puppe.

weiter benötigten Einzelheiten s. die Arbeiten von Toyama, Grünberg[1], Verson und Bisson).

b) Die Gonaden intersexueller Weibchen.

In Weibchen mit beginnender und schwacher Intersexualität findet man stets völlig normal erscheinende Eierstöcke, gefüllt mit reifen

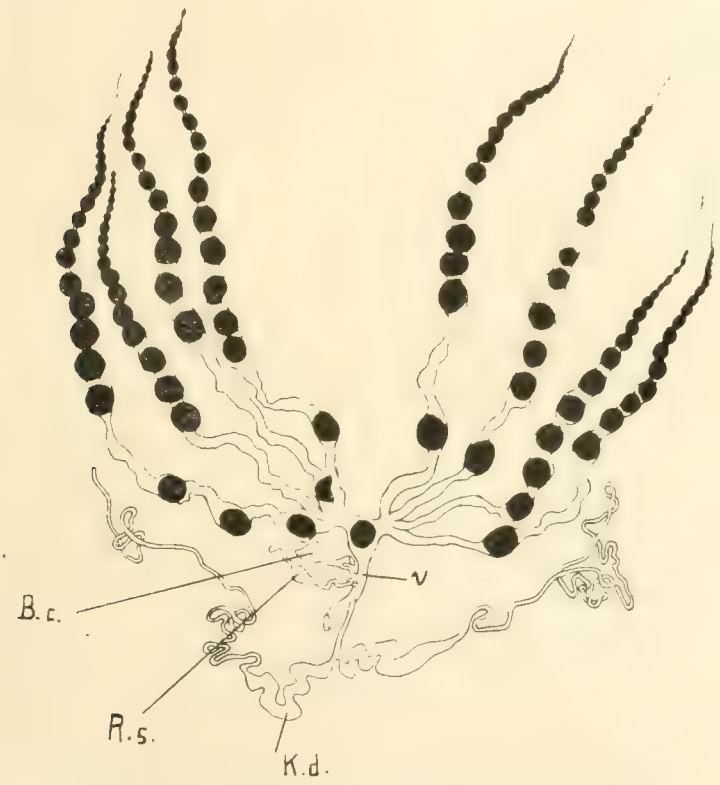


Fig. 26. Weibliche Genitalien von *dispar* nach Meisenheimer.
B. c. *Bursa copulatrix.* K. d. Kittdrüse. R. s. *Recept. seminis v Vagina.*

Eiern, die von ihrer chitinigen Schale umgeben sind. Wenn man ihr Aussehen mit dem von Eierstöcken normaler Puppen vergleicht, so entspricht es genau dem letzten Viertel der Puppenruhe (9.—12. Tag in

[1]) Grünberg, K., Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Z. wiss. Zool. 74, 1903. Hier Literatur.

unserem Vergleichsmaterial). Aber schon bei einigen schwach intersexuellen Weibchen fällt es auf, daß nur ein kleiner Teil distal gelegener Eier die Chitinschale gebildet hat, die anderen sind noch nackt. Bei Weibchen mittlerer Intersexualität wird es dann deutlicher, daß der Eierstock sich nicht fertig entwickelt hat. Zunächst erscheint er zwar äußerlich ziemlich normal, aber es fällt auf, daß die Zahl nicht ausgewachsener Eier größer wird im Vergleich zu der Zahl erwachsener. Je weiter dies geht, umso lockerer wird auch die Anordnung der Eiröhren, die nun nicht mehr so dicht zusammengepackt die Leibeshöhle ausfüllen wie normalerweise. Ein Vergleich mit dem Puppeneierstock lehrt, daß die Gonaden etwa auf dem Stadium einer Puppe im dritten Viertel ihrer Entwicklung stehen (6.—8. Tag). In den höheren Stufen mittlerer Intersexualität finden wir dann Eierstöcke, die nur noch einen Teil der Leibeshöhle füllen. Die Röhren sind distal nicht verschlungen, so daß alle 8 Röhren, jede mit 4—8 erwachsenen Eiern, deutlich gesondert liegen. Nur die Endfäden der Röhren sind aufgewunden. Eierstöcke solchen Zustandes findet man in normalen Puppen vom 5. und 6. Tage. Dann folgen in den höchsten Graden mittlerer Intersexualität kleine, im Hinterende der Leibeshöhle liegende Eierstöcke, bestehend aus 8 kurzen Röhren mit nur einem oder keinem erwachsenen Ei, einer kurzen Perlschnur unreifer Eier, während die Endfäden zu einer dichten Masse verschlungen erscheinen. In Fig. 27 ist eine Sektionsskizze eines solchen Eierstocks wiedergegeben. Er stellt im wesentlichen äußerlich den Zustand in einer 3—4 Tage alten Puppe dar.

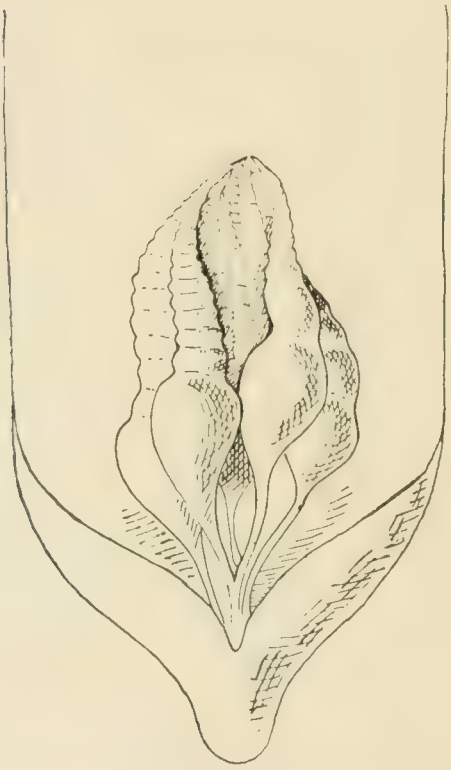


Fig. 27. Sektionskizze des Eierstocks eines stark intersexuellen Weibchens von X A 59.

Weitere Stufen finden sich dann in intersexuellen Tieren vom Aomorityp, denen wir schon früher einen Intersexualitätsgrad zwischen mittel und stark zugesprochen hatten. Bei ihren extremen Individuen finden wir weit hinten im Abdomen ein paar oft ungleich große Gonaden mit je einem Ausführungsgang. Ihre Oberfläche ist meist unregelmäßig

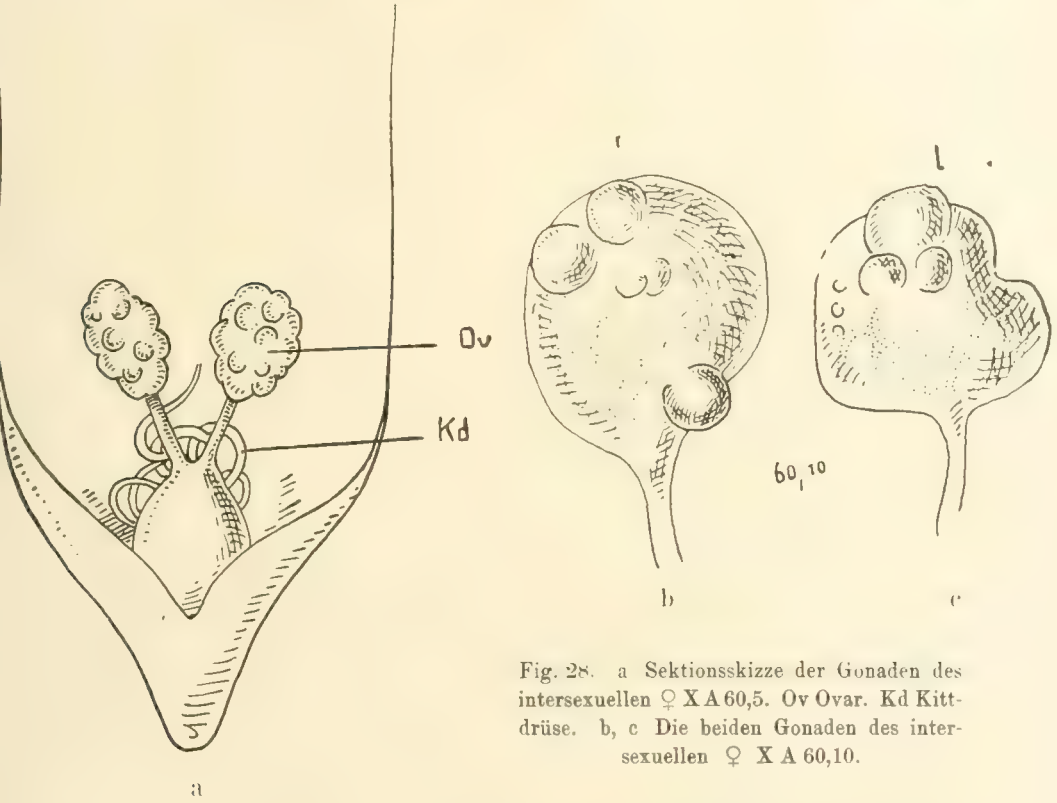


Fig. 28. a Sektionsskizze der Gonaden des intersexuellen ♀ X A 60,5. Ov Ovar. Kd Kittdrüse. b, c Die beiden Gonaden des intersexuellen ♀ X A 60,10.

gestaltet; abgesehen davon und der Lage hinten im Abdomen erscheinen sie wie die Ovarien frisch verpuppter normaler Weibchen. Fig. 28 zeigt Skizzen dieser Befunde.

Ehe wir weitergehen, müssen wir nun die histologischen Befunde nachtragen. Äußerlich erscheinen die intersexuellen Ovarien einfach als auf einer fortschreitend früheren Stufe des Puppenlebens stehen gebliebene Eierstöcke. Die histologische Untersuchung lehrt aber, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die fortschreitende Intersexualität mit einer fortschreitenden Dedifferenzierung des Ovars Hand in Hand

geht. Von den Stadien mittlerer Intersexualität an, die einer etwa halbfertigen Puppe glichen, beginnen in den proximalen Teilen der Eiröhren Veränderungen, die man am einfachsten als Auflösung aller Ordnung beschreiben kann. Die sämtlichen Elemente der Eiröhren, Eizellen, Nährzellen usw. geben ihre gegenseitigen Lageverhältnisse auf und schließen sich zu Massen von Zellen und Zellgruppen unregelmäßig zusammen und zwar bleiben die Elemente der einzelnen Eiröhren beisammen und sind von denen der anderen Röhren durch Bindegewebsmassen getrennt. Die peripheren Teile der Eiröhren mit den mehr oder weniger gereiften Eikammern werden aber von dem Prozeß nicht betroffen. Zu gleicher Zeit aber sammeln sich da, wo die Dedifferenzierung statt hat, unendliche Mengen von Phagocyten an, so daß wir nun das Bild einer richtigen Histolyse vor uns haben. Besser als lange Beschreibungen illustrieren die Situation die Mikrophotogramme.

Fig. 150 zeigt ein Stück eines Schnittes durch die Gonade eines mittelintersexuellen Weibchens vom Typ Mass × Ogi, es ist ein Stück vom proximalen Teil der Eiröhre getroffen, in dem bereits die Auflösung beginnt. In Fig. 151, 154 finden wir Schnitte durch verschiedene Teile der Gonade des gleichen Weibchens der Kombination Mass × Gif II. Fig. 151 zeigt einen noch fast normalen Eiröhrenteil, während Fig. 154 einen Abschnitt wiedergibt, der sich bereits in der Umwandlung zum Hodenfach befindet.

In den letzten Stadien mittlerer Intersexualität, Gonaden vom Typus der Textfiguren 27, 28, wird es nun ganz klar, wohin der Prozeß führt. Die zusammengeklumpten Massen der zugrunde gehenden Ovarialzellen verdrängen mehr und mehr das zwischen den Eiröhren des jungen Ovars liegende Bindegewebe, das somit zu dünnen Scheidewänden zwischen den 4 Eirohrklumpen wird. Damit wird aber im Rohen eine Struktur erreicht, die der des Hodens mit seinen 4 Hodenfächern (und ebenso des embryonalen Ovars) entspricht. Die in Fig. 28, 29 abgebildeten Organe könnten also auch bereits als Hoden bezeichnet werden, oder indifferente Geschlechtsdrüsen gefüllt mit zugrunde gehendem Eierstocksmaterial. Das histologische Aussehen solcher Gonaden geht aus der Fig. 153 hervor, die wohl keiner besonderen Beschreibung bedürfen. Einzelheiten der phagocytären Zerstörung des Eimaterials bei stärkerer Vergrößerung zeigt Fig. 152[1]).

[1] Es sei hier bemerkt, daß die beschriebenen Photogramme leider nach recht schlechten Präparaten angefertigt werden mußten. Der Grund dafür ist, daß das Gesamtmaterial von 1917 gleichzeitig in einem elektrischen Thermostaten eingebettet wurde,

Damit aber sind wir an einem Stadium angelangt, das sich direkt an die schon in einer früheren Arbeit abgebildeten anschließt: sie seien der Vollständigkeit halber z. T. hier wiederholt. In den höchsten Stadien der Intersexualität finden sich dann die noch fehlenden Übergänge vom Ovar zum Hoden. Direkt an die letzten Bilder schließt sich die in Fig. 29 reproduzierte Gonade an. Die beiden Ovarien sind zusammengewachsen, wie es die Hoden bei der Verpuppung tun. Die Oberfläche läßt die einzelnen Follikel erkennen und das Schnittbild zeigt innerhalb der morphologischen Bildung eines Hodens noch die dem Untergang geweihten Gruppen vom Eierstockselementen (Fig. 155).

Und nun beginnt von der Wand des hodenartigen Organs aus die Spermatogenese einzusetzen und in den Schnitten von höchstgradig intersexuellen Weibchen sehen wir dann verschiedene Stufen der allmählichen Auflösung der Ovarialelemente und fortschreitende Füllung der Follikel mit Spermatozoen (Fig. 160). In dem Organ Fig. 156 sind überhaupt nur noch zwei Ovarialzellen im Schnitt sichtbar und der Hoden eines Weibchenmännches Fig. 161 dürfte überhaupt nicht mehr von dem eines echten Männchens Fig. 157 zu unterscheiden sein.

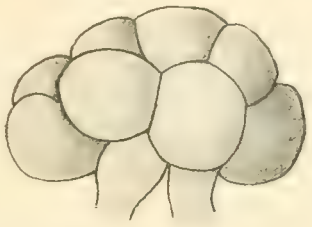


Fig. 29. Traubige Zwitterdrüse eines Weibchenmännchens.

Es scheint uns kaum nötig, der klaren Sprache dieser Tatsachen lange Erörterungen zuzufügen. Es ist handgreiflich, daß das Verhalten des Ovars bei weiblicher Intersexualität dies ist: Mit dem Einsetzen des „Drehpunkts" hört sofort die Entwicklung des Eierstocks auf. Alsbald beginnt die Cytolyse und Dedifferenzierung, gefolgt von der Umbildung in einen Hoden. Auf je früheren Stadien des Puppenlebens der Drehpunkt liegt, umso weiter ist die Umbildung bei der Imago gediehen. Liegt der Drehpunkt aber noch vor der Verpuppung, so wird in fortschreitendem Maße die Umbildung in einen Hoden möglich.

Für die Stadien der Intersexualität, die durch das Eintreffen des Drehpunkts zur Zeit der Verpuppung oder später erzeugt werden, gibt der Vergleich mit der normalen Ovarentwicklung eine zuverlässige Möglichkeit der Bestimmung der Zeit des Drehpunkts. Für die Gonaden

dessen Regulation versagte und alle Objekte überhitzte. Leider machten die Zeitverhältnisse es seitdem unmöglich, neues Material einzulegen. Wenn auch für feinste histologische Studien unbrauchbar, so zeigen die Präparate doch alles für unsere Analyse Entscheidende. Dieses Jahr werden wir endlich wieder die gleichen Stufen erhalten.

der höchsten Grade der Intersexualität ist das nicht ohne weiteres möglich, da, abgesehen von der fortschreitenden Differenzierung innerhalb der Eiröhren, die Ovarien morphologisch sich wenig mehr zwischen den jungen Raupenstadien und der Verpuppung verändern.

Die genaue Zeitpunktsbestimmung würde also hier eine entwicklungsgeschichtliche Analyse verlangen. Das einzige, was wir bisher in dieser Richtung tun konnten, ist: Von der Kultur T 14, 1913, deren Resultat, nämlich 337 Männchen, 71 Weibchenmännchen früher genannt wurde, wurden nach der 4. Häutung 7 Raupen getötet und die Gonaden geschnitten. Davon waren sechs Hoden und eine ein Ovar. Das deutet somit darauf hin, daß der Drehpunkt für Weibchenmännchen mit Zwitterdrusen zwischen 4. Häutung und Verpuppung liegt. Eine andere Stichprobe betrifft die Zucht Dd 1912, die ergeben hatte 135 Männchen, 15 Weibchenmännchen, 9 Extraweibchen. Von dieser Kultur, die sonst praktisch keine Sterblichkeit aufwies, wurden auf verschiedenen Stadien 26 Gonaden fixiert. Sie zeigten: 10 typische Hoden, 2 intersexuelle Hoden, 12 typische Ovarien und 2 verwachsene Ovarien bei spinnreifen Tieren. Diese waren also schon in intersexueller Umwandlung. Im ganzen waren es also 10 Hoden, 2 Hoden mit Eiern, 14 Ovarien. Da auch nach der 4. Häutung die reinen Ovarien vorhanden waren, so stimmt dieser Befund mit dem Vorhergehenden überein. Wir können also wohl sagen, daß wenigstens für einen Teil der hoch- und höchstgradigen intersexuellen Weibchen der Drehpunkt nach der 4. Häutung liegt.

Es bleibt nun noch die letzte Stufe intersexueller Umwandlung übrig, die vollständige Geschlechtsumkehr. Um für sie die Lage des Drehpunkts festzustellen, wurden 1916 eine Anzahl ganze Gelege der bekanntlich nur Männchen ergebenden Kreuzung Schnei ♂ Ao getrennt gezogen und nach jeder Häutung eine ganze Kultur abgetötet und die Gonaden präpariert und geschnitten. Das Resultat der mühseligen Arbeit war: ausschließlich Hoden. Demnach liegt in diesem Fall der Drehpunkt entweder schon in der Embryonalentwicklung oder die Entwicklung ist von Anfang an männlich.

c) Die Gonaden intersexueller Männchen.

Die Hoden von Männchen der niederen Intersexualitätsstufen unterscheiden sich äußerlich nicht von normalen Hoden, außer durch das Fehlen der dunkeln Pigmentierung der Bindegewebshülle. Mit der Zunahme der Intersexualität wird der Hoden größer und läßt sich nicht

mehr gut vom umgebenden Bindegewebe trennen. Auf den höheren Stufen der mittleren Intersexualität finden wir dann alle Übergänge von kaum verwachsenen bis zu richtig paarigen Gonaden, also den Zustand etwa zur Zeit der Verpuppung. Die Organe dieser Stufe haben aber nicht

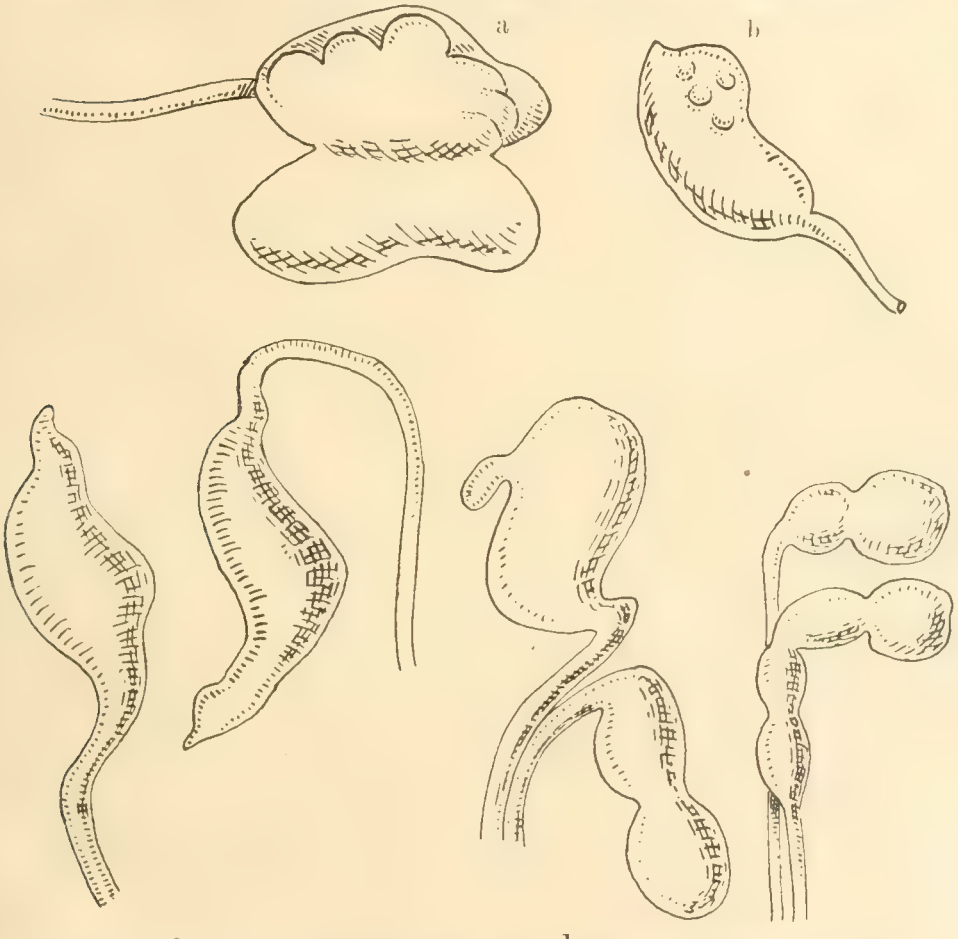


Fig. 30. a Nicht völlig verwachsene Hoden eines intersexuellen Männchens aus X A 51. b einer der unverwachsenen Hoden eines ebensolchen Männchens. c Die beiden Hoden in situ des intersexuellen Männchens X A 51,7. d, e Sektionsskizzen der paarigen Hoden intersexueller Männchen von V A 44.

die charakteristische Nierenform junger Hoden, sondern erscheinen erst kugelig, dann länglich wurstförmig, wobei makroskopisch kaum festzustellen ist, wo der Hoden aufhört und das vas deferens anfängt (s. Fig. 30). Weiter gehen die Umbildungen in dem bisher vorhandenen Material nicht.

Was nun die innere Struktur der Hoden betrifft, so bieten sie mit steigender Intersexualität ein Bild steigender Degeneration. Zunächst fällt auf, daß die atypischen Spermatozoen in riesigen Bündeln den Hoden erfüllen und die typischen Spermatozoenbündel fast verschwinden lassen. Diese letzteren knäueln sich auf und liegen in dichten Ballen beisammen und dazwischen finden sich Mengen von Phagocyten und Klumpen degenerierender Plasmamassen. Also auch hier das Bild der Histolyse, wie es in der Fig. 162 illustriert ist. In den am meisten intersexuellen Hoden, die wir kennen, erscheinen endlich die Hodenfollikel sehr reduziert und zusammengepreßt durch eigenartig gefaltete Epithelialröhren, die in das Organ hineinwachsen. Sie erweisen sich als 4 Auswüchse des vas deferens, die so nichts anderes darstellen, als die 4 speziellen Eileiter, die sich beim Weibchen an jede Eiröhre ansetzen! (Fig. 158, 159, s. Anm. S. 126).

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten der Ur-Geschlechtszellen. In der großen Mehrzahl der untersuchten intersexuellen Hoden sind sie nicht bemerkbar. In einer Zucht aber hatten alle schwach intersexuellen Männchen im Hoden Inseln von Eiröhrengewebe mit unregelmäßig durcheinander geworfenen Ei- und Nährzellen (Abbildung bei Poppelbaum 1914). Eines der mittelintersexuellen Männchen, das den gleichen Zustand aufwies, ließ erkennen, wie das zustande kam. An dem stumpfen Ende eines Follikels lagen ganz frei Gruppen von Urgeschlechtszellen, die sich in typischer Weise in Ei- und Nährzellen differenziert hatten. Man vergleiche die Fig. 163, Taf. X aus diesem Hoden (neben den Ureizellgruppen liegen Spermatozoenbündel) mit den wohlbekannten Bildern der Ei- und Nährzellendifferenzierung in der sich entwickelnden Eiröhre. Diese Gruppen wachsen dann im Hoden unregelmäßig und unkoordiniert heran, wie Fig. 164 vom gleichen Hoden zeigt, in welchem Schnitt eine Ei- und eine Nährzelle getroffen ist. Es ist wohl anzunehmen, daß eine richtige Eientwicklung die vorherige Umbildung der Follikel in Eiröhren erfordert, was wohl nur auf einem höheren Stadium der männlichen Intersexualität gelingt, als es uns bisher vorliegt. Wie erklärt sich nun dies unregelmäßige Verhalten der Geschlechtszellen bei männlicher Intersexualität? Wir möchten annehmen, daß es darin seinen Grund hat, daß in der erwachsenen männlichen Raupe die Spermatogenese normalerweise schon durchgeführt ist. Es dürften dann im allgemeinen im Hoden keine indifferenten Urgeschlechtszellen mehr übrig sein, die, wenn der Drehpunkt kommt, noch eine Entwicklung zu Ei- und Nährzellen einschlagen können. Nur wenn zufällig noch solche Zellen vor-

handen sind, beginnen sie auch alsbald zu Eiern usw. heranzuwachsen und dann erhalten wir Hoden wie die abgebildeten.

Alles in allem genommen illustriert also auch das Verhalten der intersexuellen männlichen Gonade, obwohl noch nicht durch die ganze Reihe hindurch bekannt, das so oft genannte Gesetz der Intersexualität.

B. Die Kopulationsorgane.

Neben dem Verhalten der Gonaden ist das der Begattungsorgane das wichtigste und interessanteste Kapitel in der Physiologie der Intersexualität. Hier haben wir Organe vor uns, die, aus verschiedenen Teilen verschiedener Herkunft zusammengesetzt, bei den beiden Geschlechtern grundverschieden sind. Die absonderlichen Kombinationen aber, die bei den intersexuellen Individuen auftreten, werden in wunderbarster Weise durch das Zeitgesetz der Intersexualität erklärt. Wenn unsere ganze Arbeit nichts zutage gefördert hätte als diese Serie und ihre Erklärung, so wäre sie als ein Erfolg zu betrachten[1]).

a) Die Kopulationsorgane der normalen Geschlechter.

Der Kopulationsapparat beider Geschlechter ist ein Produkt des 9. und 10. Abdominalsegments, (12. und 13. Segment in der üblichen Bezeichnung). Beim Weibchen tritt dazu noch das 8. (11.) in gewissem Sinn hinzu.

α) Das weibliche Organ. Der Hauptteil des weiblichen Organs besteht aus den beiden klappenförmigen Labien, deren Lage am Hinterleibsende Fig. 31 a von der Ventralseite und Fig. 31 b schräg von der Seite gesehen zeigen. Ventral finden sich zwischen den Labien die Vaginal- und Afteröffnung, eingefaßt von einer schwachen Chitinfranse, die sich vorn keulenförmig erweitert, dem Analconus (A. c.). Proximal und dorsal zeigen die Labien einen kleinen Fortsatz und an dieser Stelle entspringt ein nach vorn ragender Chitinstab, die 2. Apophyse. Es ist eine Muskelinsertion und Führung für das Hinterleibsende, das zusammen mit dem davor liegenden 8. Segment eine teleskopartig vorstreckbare Legeröhre bildet. Vergleichend anatomisch und entwicklungs-

[1]) Die intersexuellen Umwandlungen des Kopulationsapparates wurden schon teilweise in unseren Untersuchungen 1912 u. 1914 und von Poppelbaum 1914 beschrieben. Den damaligen Beschreibungen lagen aber noch nicht vollständige Serien zugrunde, was es mit sich brachte, daß einzelne Teile, besonders bei den ersten Umwandlungen des Heroldschen Organs, falsch interpretiert wurden. Nach dem Folgenden ist es leicht, die irrtümlichen Bezeichnungen zu korrigieren.

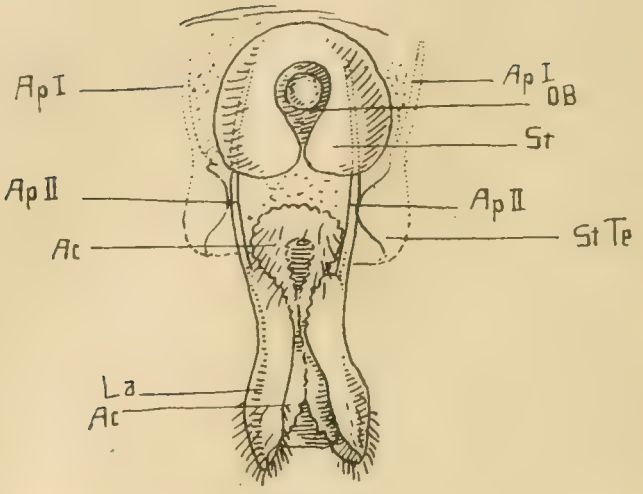


Fig. 31a.

Chitinteile des normalen weiblichen Kopulationsorgans von der Ventralseite. Ac Analconus. Ap I, II Apophysen. La Labien. OB Ostium bursae, St Sternitplatte des Bursasegments, St, Te Tergitteil des Bursasegments.

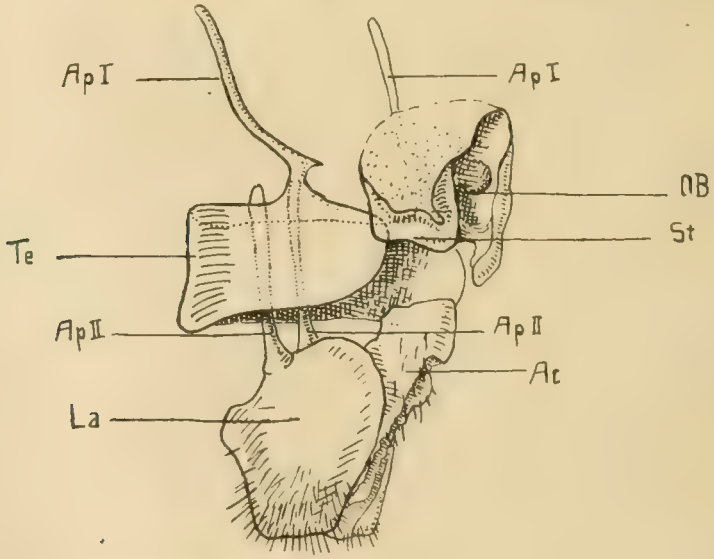


Fig. 31b.

Chitinteile des normalen weiblichen Kopulationsapparates, fast von der Seite gesehen (ein wenig ventral). Ac Analconus. Ap I, II Apophysen. La Labien. OB Ostium bursae. Te Tergit. St Sternit des Bursasegments.

geschichtlich stellen die Labien (s. Schema Fig. 33) das Tergit des 10. Segments resp. rückwärts gerichtete Auswüchse des Tergiten dar. Der Analkonus entspricht dem Sterniten dieses Segmentes, oder auch richtiger einem posterioren Auswuchs des Sterniten. Von dem 9. Segment ist nahezu nichts chitinisiert als ein Stückchen des Tergiten, der mit den Labien verwachsen ist. Es ist das die Ansatzstelle der Apophysen und die Apophysen selbst. Dies ist der eigentliche Kopulationsapparat.

Beim Weibchen tritt noch in Beziehung dazu das umgebildete 8. Abdominalsegment. Sein Sternit (St) ist in eigenartiger Weise spangenförmig um das Ostium der Bursa copulatrix chitinisiert, wie

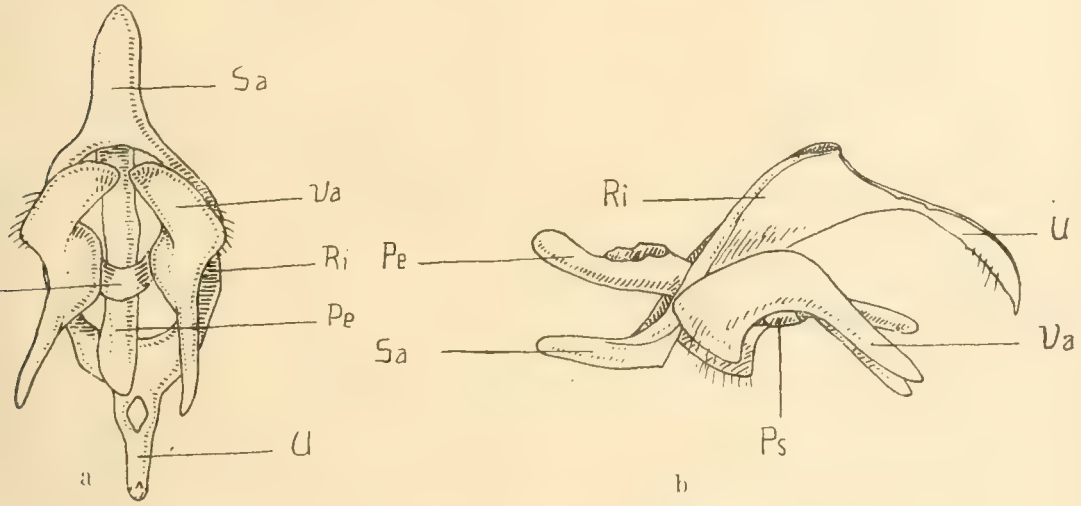


Fig. 32. Normaler männlicher Kopulationsapparat: a von ventral, b lateral (links). Pe Penis. Ps Penisscheide. Ri Segmentring. Sa Saccus. U Uncus. Va Valve.

Fig. 31 a, b (O. B.) zeigt. Der Tergit (Te) aber ist eine hinten breitere, seitlich verschmälerte Spange, von der dorsal nach vorne ebenfalls zwei Apophysenstäbe ausgehen (Ap. I.).

β) Das männliche Organ. Das auf den ersten Blick recht verwickelt aussehende männliche Begattungsorgan geht aus dem 9. und 10. Abdominalsegment hervor. Fig. 32 a, b zeigt es wieder in Ventral- und Lateralansicht. Das 9. Segment ist vollständig chitinisiert in Gestalt eines etwas in die Länge gezogenen Chitinrings von charakteristischer Gestalt, der sich schräg gestellt dem 8. Abdominalsegment anschließt (Ri). Ventral buchtet er sich nach vorne zu einem langen Blindsack (dem Saccus) aus (Sa), seitlich ist seine Wand flügelförmig verbreitet. Dorsal

setzt sich nach hinten in einen fingerförmig gebogenen Haken von charakteristischer Gestalt, den Uncus (U) fort. Er ist morphologisch

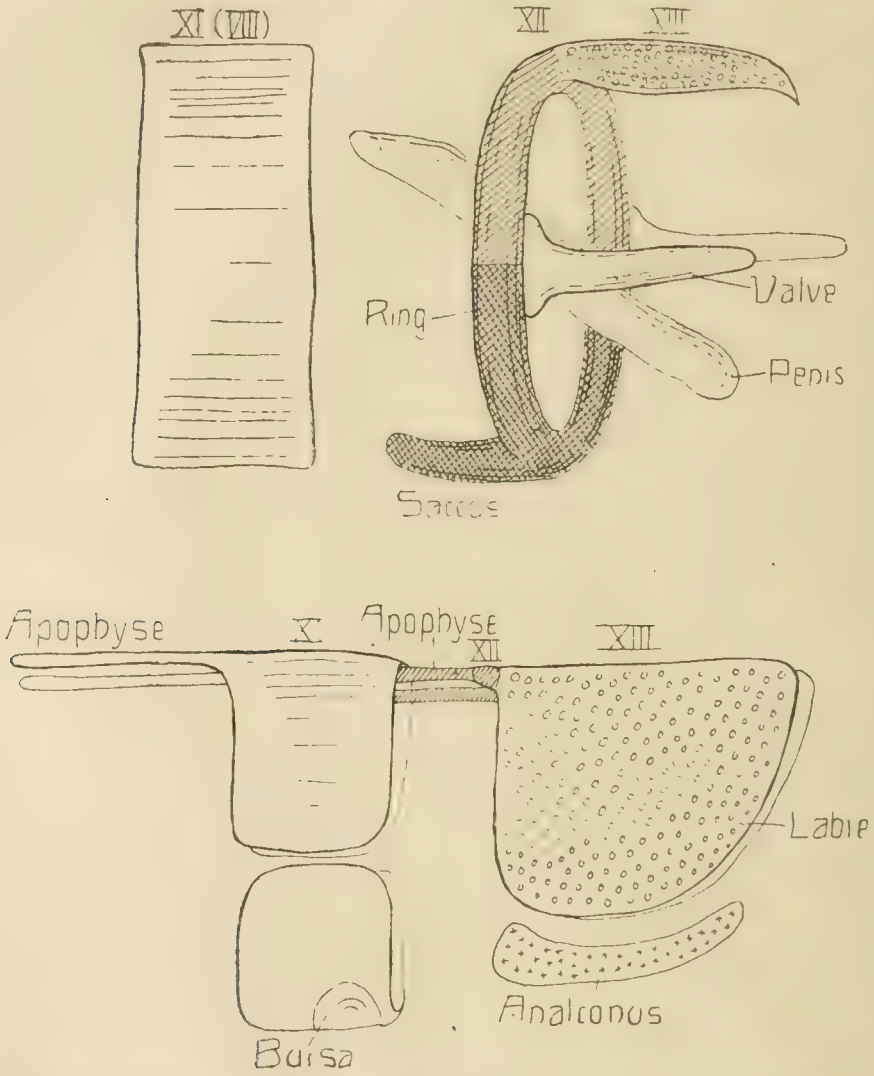


Fig. 33. Schematische Darstellung der Homologien von männlichem (oben) und weiblichem (unten) Kopulationsapparat. Homologe Teile gleich schattiert.

den weiblichen Labien homolog, gehört also dem 10. Abdominalsegment an; er ist aber beim Schwammspinner unpaarig. Zu diesen Teilen

kommen nun noch drei Bildungen, die kein Homologon im weiblichen Geschlecht haben: 1. Zwei lateral gelegene Zangen, die Valven (V), zwischen ihnen ein langes Rohr, der Penis (P), und quer über den Penis gelegt ein Chitinstück, die verhärtete Wand der Penisscheide (Ps). Alle diese Teile sind nicht segmentaler Natur, sondern gehören morphologisch der Intersegmentalmembran zwischen 9. und 10. Segment an.

In Fig. 33 haben wir schematisch die beiderlei Organe in Seitenansicht gezeichnet und die homologen Teile gleichartig schraffiert: die Kenntnis dieser Homologien ist unerläßlich für das Verständnis der intersexuellen Umwandlungen.

γ) Entwicklungsgeschichte. Von größter Wichtigkeit für uns ist natürlich die Reihenfolge und Art der Differenzierung dieser Teile während der Larvenentwicklung[1]).

Sie ist sehr genau für den männlichen Apparat bekannt, vor allem durch Zander. Der wichtigste Punkt ist, daß bereits in der Raupe die Anlage von Valven und Penis in Gestalt des Heroldschen Organs gegeben ist. Dies ist eine uterusartige Einstülpung am Hinterrand des 9. Segments. Noch während der Raupenzeit erheben sich auf dem Grund dieser Tasche zwei Zapfen, die sich alsbald jeder wieder in zwei gliedern. Die beiden inneren Zapfen, die später miteinander verschmelzen, sind die Penisanlagen, die beiden äußeren die Valven. Wenn die Raupe sich verpuppt und dabei die Organe der engen Tasche in eine weite Mulde an der ventralen Körperoberfläche gelangen, verdecken die plattenförmigen Anlagen der Valven den dahinter liegenden Penis. Im Anfang der Puppenperiode entwickeln sich besonders die Valven zu großen flachen Platten, die dann allmählich ihre definitive Modellierung annehmen, womit auch der zuerst zapfenförmige Penis folgt. Erst gegen das Ende der Puppenruhe aber gehen die Veränderungen am 9. Segment vor sich, die es später zum Ring chitinisieren lassen, während von dem 10. Segment ein Fortsatz nach hinten auswächst, der sich zum Uncus differenziert. In Fig. 34 sind ein paar Stadien dieser Entwicklung schematisch im Anschluß an Zanders Befunde wiedergegeben.

Die Reihenfolge der Differenzierung ist also: sehr früh in der Raupe Herolds Organ; vor der Verpuppung Beginn von Valven und

[1]) Verson u. Bisson: Die postembryonale Entwicklung der Ausführgänge usw. Zeitschr. wiss. Zool. 61, 1896.

Zander, E.: Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Ztschr. wiss. Zool. 74, 1903.

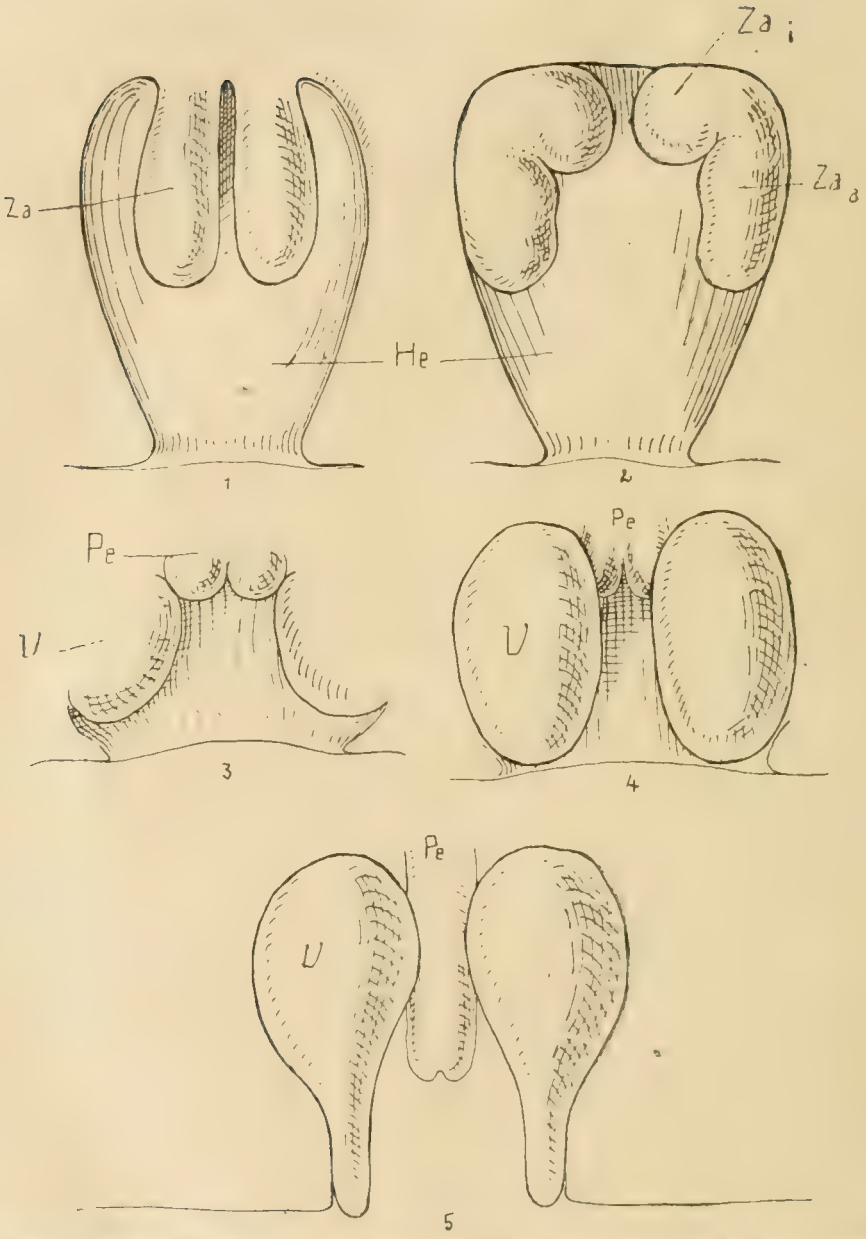


Fig. 34. Schema der Entwicklung des Heroldschen Organs im Anschluß an Zanders Untersuchungen. Za Zapfenpaar, später in innere (Za_i) und äußere (Za_a) differenziert. Erstere ergeben die Penisanlage (Pe), letztere die Valven (V). He Herolds Tasche.

Penis; nach der Verpuppung erst Penis und Valven und zuletzt Segmentring und Uncus.

Der weiblichen Raupe fehlt das Heroldsche Organ vollständig. Es kommt also nur die letzte Puppenperiode für die Ausbildung des Kopulationsapparates in Betracht, wenn homolog dem Uncus die Labien aus dem letzten Segment auswachsen und schließlich das wenige chitinisiert, was vom 9. Segment im weiblichen Apparat vorhanden ist. Während dieser letzten Vorgänge wird auch die Vaginalöffnung von dem Ostium bursae weg an das Hinterleibsende verlagert.

Die Chitinisierung der männlichen Teile ist stärker (mit dickem, braunem Chitin) als die der weiblichen.

b) Der Kopulationsapparat intersexueller Weibchen.

Bei gerade beginnender Intersexualität ist der Kopulationsapparat normal und diese Weibchen sind ja auch fruchtbar. Erst bei schwacher Intersexualität beginnen dann die Veränderungen in der Richtung auf die männlichen Organe. Die ersten Zeichen zeigen sich etwa gleichzeitig an Labien, Vaginalkonus und 8. Segment (Bursa). Die Labien zeigen sich etwas verkürzt und manchmal am Hinterende verschmälert. Der Vaginalconus verkürzt sich, was wohl die Unmöglichkeit der Eiablage mit sich bringt. Von der Basis der Apophysen wachsen ventral wie dorsal Fortsätze aus, die Anlagen der dorsalen und seitlichen Teile des Chitinrings des 9. Segments. Zwischen der Basis der rechts- und linksseitigen Analkegelhälften tritt ein Chitinstück auf, die Anlage des Sternitteils des Segmentrings. Und dies formt sich allmählich zu einem nierenförmigen Stück um, das seinerseits seitliche Fortsätze aussendet, die dann der Apophysenbasis entgegenwachsen und wenn sie sich vereinigt haben, die Seitenteile des 9. Segmentrings bilden. In diesem Stadium, das nun schon der mittleren Intersexualität angehört, haben wir also einen dorsal noch offenen Chitinring des 9. Segments mit schlanken Seitenspangen und nierenförmigem ventralen Teil. Dorsal ragen nach vorn rudimentäre Apophysen und nach hinten in ihrer Form schon veränderte Labien. Das nierenförmige Ventralstück des Rings aber umschließt an seinem Hinterende spangenförmig eine Einsenkung. Der letzte Schritt dieser ersten Serie ist dann, daß sich der Ring auch dorsal schließt, daß die ventrale nierenförmige Platte völlig in den Ring inkorporiert wird und daß die beiden Labien ihre Form so verändern, daß sie wie ein Zwischending zwischen Labien und Uncus erscheinen. Das die Bursa copulatrix enthaltende 8. Segment hat dabei allmählich

seinen speziellen Chitinisierungstyp aufgegeben und ist zu einer ziemlich gleichmäßigen Chitinisierung gelangt, wobei die Stelle des ostium durch dünneres Chitin gekennzeichnet ist. In allen diesen Stadien erscheint die Chitinisierung in kräftigerem, dunklerem Chitin, als es beim normalen Weibchen der Fall ist.

Diese allgemeine Charakterisierung der ersten intersexuellen Umwandlungen sei nun durch eine Einzelbetrachtung charakteristischer Bilder ergänzt.

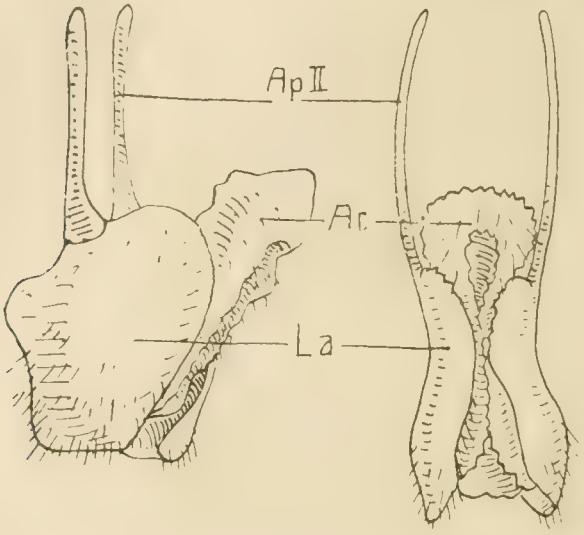


Fig. 35. Normales Weibchen. Kopulationsapparat ohne Bursaapparat von der Seite und von der Ventralseite gesehen.

In Textfig. 35 sind nochmals die Chitinteile des weiblichen Apparates in Lateral- und Ventralansicht herausgezeichnet, die für die intersexuellen Umwandlungen in Betracht kommen, also unter Weglassung des die Bursa copulatrix tragenden Segments. Textfig. 36 zeigt die gleichen Teile von einem noch fruchtbaren Weibchen gerade erst beginnender Intersexualität vom Typus Massachusetts × Gifu I. Die Verkürzung der hinteren Schenkel des Analconus ist die erste sichtbare Veränderung. Fig. 37 zeigt einen, ebenfalls fruchtbaren Typus beginnender Intersexualität vom Typus Kumamoto × Gifu II wieder in Ventral- und Lateralansicht. Der Analconus ist verkürzt und liegt nicht mehr so eng zwischen den Labien. Zwischen seinen Basalteilen erscheint ein dunkles Chitinstück, der Beginn der Chitinisierung des Sternits des 9. Segments (St). Die Apophysen setzen sich von den Labien ab und bilden knorrige Fortsätze, den Beginn der Chitinisierung der lateralen und dorsalen Teile des Segments (Ri). Das Chitin ist kräftig und braun. Die noch schaufelförmigen Labien sind in Gestalt und Lage nicht mehr ganz vom weiblichen Typus. Fig. 38 zeigt ein folgendes Stadium vom Typus Massachusetts × Gifu II. Dies führt

schon in die schwache Intersexualität mit meist unfruchtbaren Tieren. Der Analconus ist wieder verkürzt, das vor ihm liegende Sternitstück

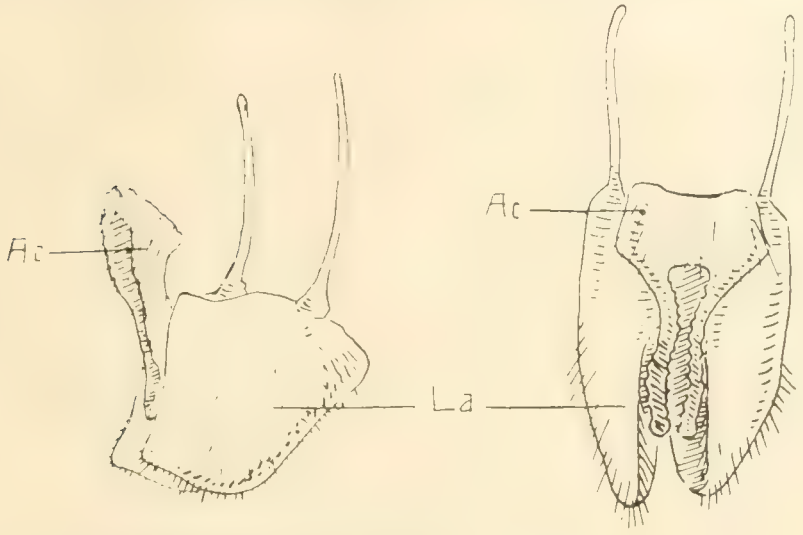


Fig. 36. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus X A 46. Links von der Seite, rechts ventral.

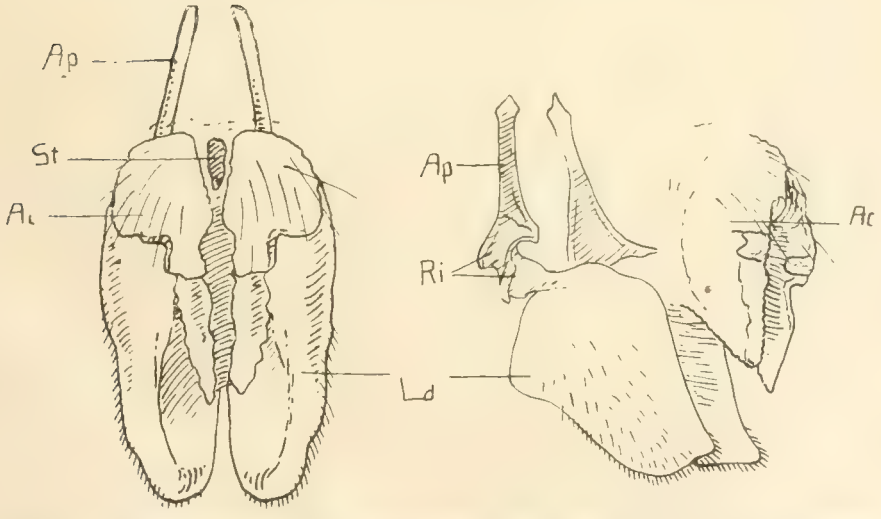


Fig. 37. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchens X A 54,9. Links von der Ventralseite, rechts von der rechten Seite (ein wenig ventral). Ri Beginn der Ringbildung. St erste Chitinisierung des Sternits.

größer, die zum Chitinring auswachsenden Fortsätze der Apophysenbasis länger. Mit Fig. 39 kommen wir zu einem Individuum, das an der

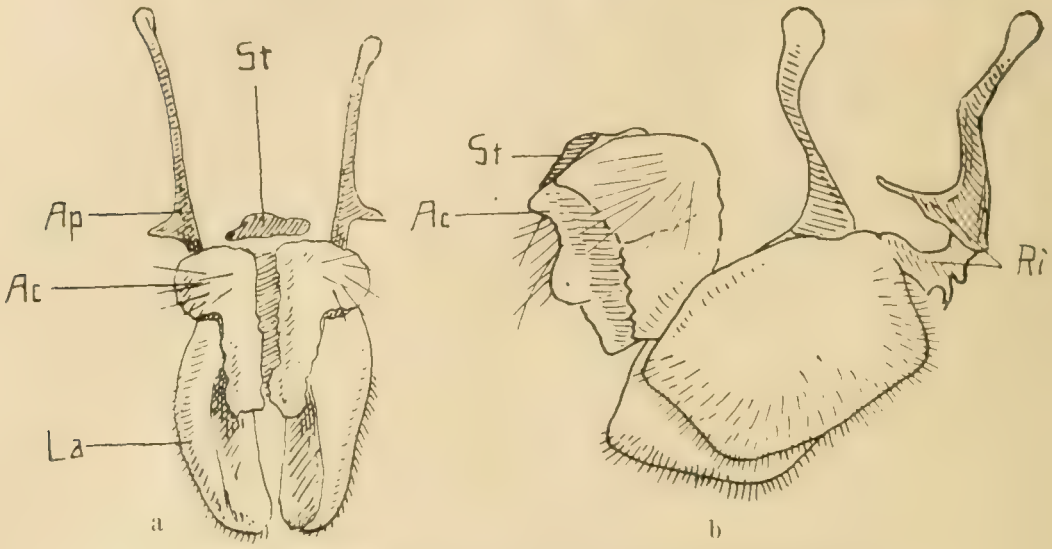


Fig. 38. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchens X A 49,3. a ventral und b lateral gesehen.

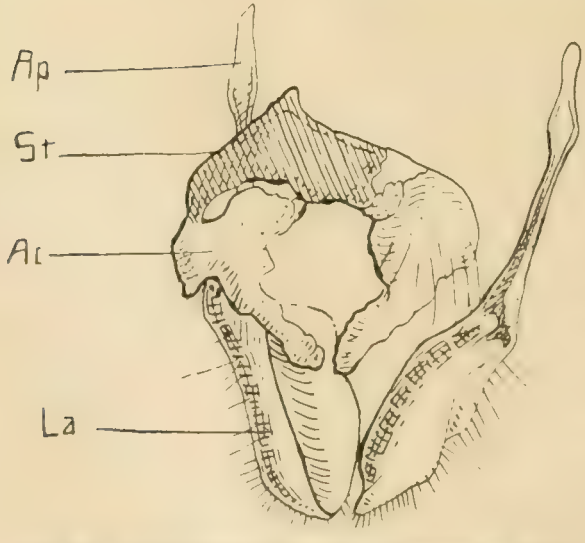


Fig. 39. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 59,16 von ventral—links. St Sternitbildung.

Grenze von schwacher und mittlerer Intersexualität steht, ein Minusindividuum der Kreuzung Massachusetts × Ogi. Der Sternit ist zu einer größeren Platte dunklen Chitins chitinisiert und verschmilzt ventral und lateral mit dem nur dünn chitinisierten Analconus, dessen Hälften auseinanderrücken. Die Labien spitzen sich hinten schon etwas nach Art eines Uncus zu. Die zum Segmentring auswachsenden Fortsätze der Apophysen-

basis sind auf der annähernd ventral aufgenommenen Zeichnung nicht sichtbar, sind aber auf der fast lateral aufgenommenen Photographie des gleichen Apparates in Tafel VIII, Fig. 132 kenntlich.

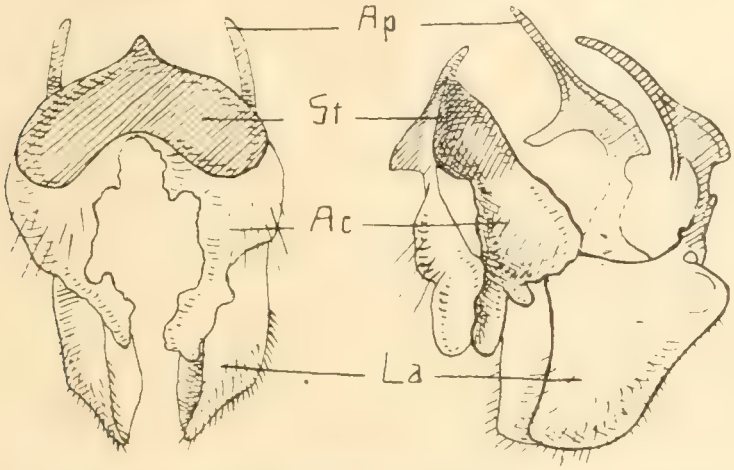


Fig. 40. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 47,31. Links ventral, rechts lateral gesehen.

Zwischen den auseinanderweichenden Hälften des Analkegels liegt der Eingang in eine tiefe Mulde. Textfig. 40 zeigt ein folgendes Stadium vom Beginn mittlerer Intersexualität, unfruchtbar wie alle folgenden, Kreuzung Massachusetts × Ogi. Der Sternit ist zu einer schönen nierenförmigen Platte chitinisiert, an der der Rest des Analconus hinten ansitzt. Alles andere ist ähnlich wie vorher. In Fig. 41,

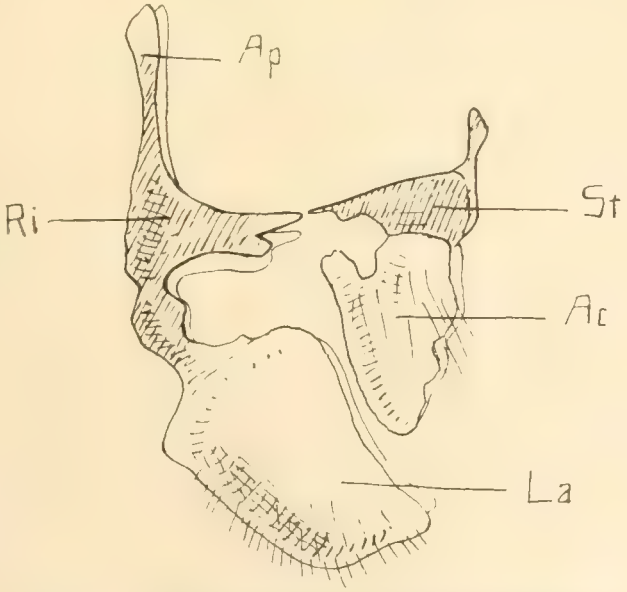


Fig. 41. Kopulationsorgan von der Seite gesehen des intersexuellen Weibchens X A 59,10.

mittlere Intersexualität gleicher Kreuzung, von der Seite gesehen, erkennen wir den Fortschritt in der Chitinisierung des 9. Segmentrings durch sich entgegenwachsende Fortsätze des Sternits und der Apophysenbasis. In Fig. 42 von der gleichen Kreuzung ist der Vorgang durch Verwachsen zum Ring ventral und lateral abgeschlossen. Nur dorsal (Fig. 42 c) ist der Ring noch offen, aber zackige Fortsätze (Te) deuten bereits die

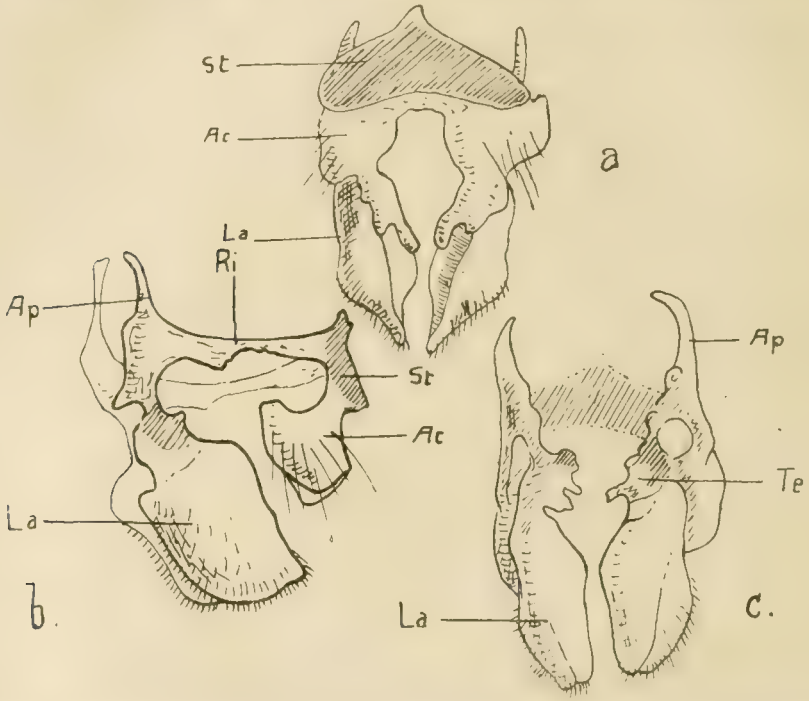


Fig. 42. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 47,6; a von der Ventralseite, b lateral, c von der Dorsalseite gesehen. St Sternitplatte. Te Tergitanlage. Ri Ring. Andere Bezeichnungen s. Fig. 31.

Bildung des Tergitteils an. Die Apophysen sind rudimentäre Anhänge am Segmentring und der mit dem Sterniten verwachsene Analconus umschließt hufeisenförmig den Eingang in die zwischen Analconus und Labien gelegene Mulde. Mit Fig. 43 kommen wir bereits zu den höheren Stufen mittlerer Intersexualität aus der Kreuzung Massachusetts ♂ Aomori. Die Erklärung ergibt sich ohne weiteres aus dem Vorhergehenden. Der Segmentring ist stark chitinisiert und fast vollkommen, der Rest des Analconus hängt vorhangartig daran. Von den Apophysen

finden sich nur Rudimente. Da, wo die Labien mit dem Ring verwachsen sind, bildet sich dorsal eine feine Spange (Te), wie die Rück-

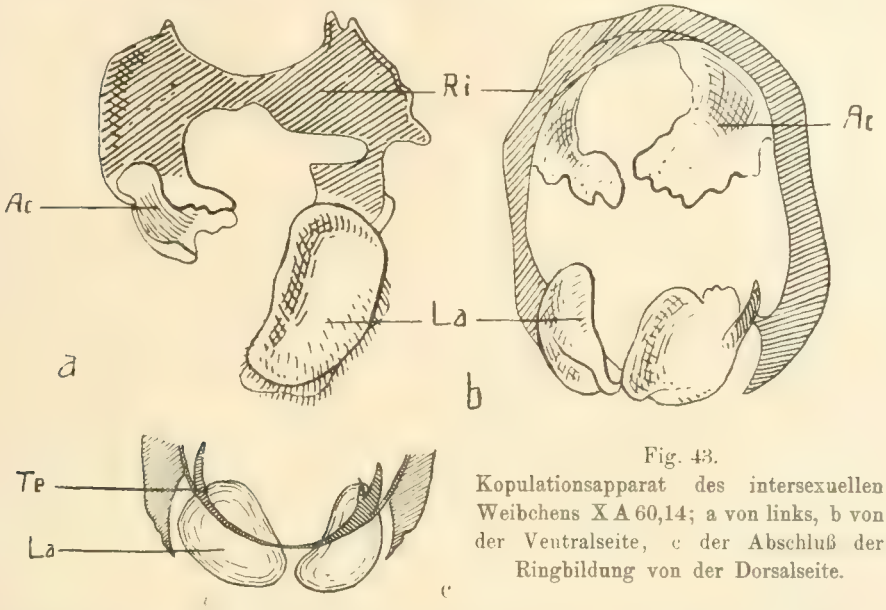


Fig. 43.
Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens X A 60,14; a von links, b von der Ventralseite, c der Abschluß der Ringbildung von der Dorsalseite.

ansicht c zeigt, die den Ring nun vollends abschließt. Fig. 44 zeigt ein ähnliches Stadium der gleichen Kreuzung, das wieder die Ausbildung

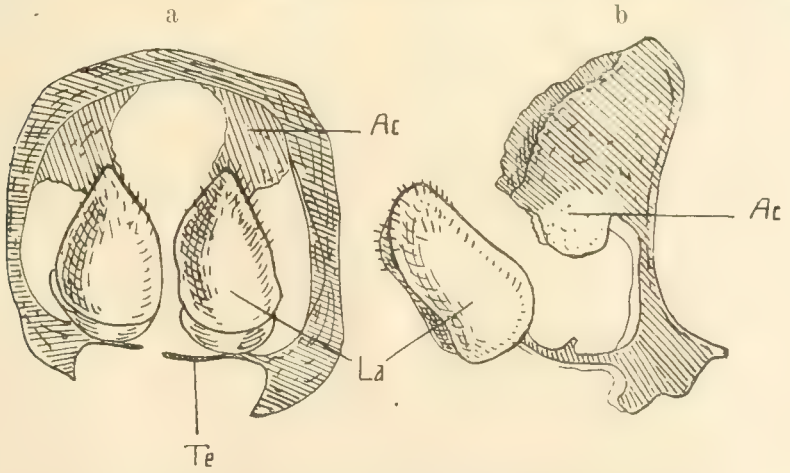


Fig. 44. Kopulationsorgan des intersexuellen Weibchen X A 60,10; a von ventral, b von links.

des Tergiten erkennen läßt. Es ist auf Taf. VIII, Fig. 133 von schräg lateral photographiert. Mit Textfig. 45 kommen wir bereits an die Grenze der starken Intersexualität, Kreuzung Kumamoto ♂ Aomori. Die Figur ist von der Dorsalseite gezeichnet, ebenso die Photographie des gleichen Apparates Taf. VIII. Fig. 134. Der Segmentring ist fertig, wenn auch noch unregelmäßig chitinisiert. Die Labien sind nicht mehr flache Schaufeln, sondern pyramidenförmige Zapfen. Fig. 46 von der gleichen Kreuzung schließt sich ohne weiteres an. Hier nähern sich bereits an der Basis

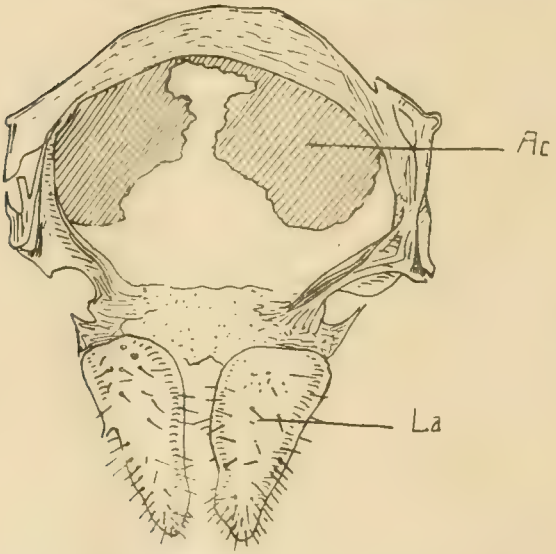


Fig. 45. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens XA 54,23 von der Ventralseite.

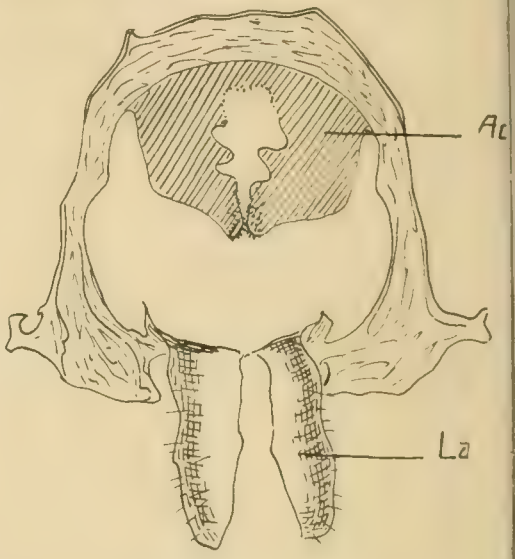


Fig. 46. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchens XA 54,25 von der Ventralseite.

die Labien zum Zusammenschluß zum unpaaren Uncus. Damit ist das Stadium erreicht — Beginn der starken Intersexualität —, in dem zuerst die Derivate von Herolds Organ sichtbar werden.

Wir wollen nun sogleich diese Vorgänge interpretieren, um alles weitere sozusagen selbstverständlich erscheinen zu lassen. Das Zeitgesetz der Intersexualität besagt, daß ansteigende Intersexualität der Ausdruck ist von ansteigender Rückverlegung des Drehpunktes innerhalb der larvalen Entwicklung. Wenn dieser Drehpunkt kommt (bei weiblicher Intersexualität), so hört die Weiterdifferenzierung von Zell- und Gewebekomplexen in weiblicher Richtung auf und jede weitere Entwicklung geht in männlicher Richtung vor sich. Bei schwacher Inter-

sexualität liegt dieser Drehpunkt spät in der Puppenperiode. Fast alles ist fertig außer den letzten Prozessen der Chitinisierung. Je mehr nun der Punkt zurückverlegt wird, umso mehr Zeit verbleibt, die Segmente in der Richtung auf männliche Chitinisierung, also vor allem, die Ringbildung des 9. Segmentes, umzuformen. Die noch nicht ganz ausgewachsenen Labien aber vollenden die letzten Entwicklungsschritte wie ein Uncus. Der Analkegel führt ebenfalls sein Wachstum nach hinten nicht weiter aus und wird in die Chitinisierung des Segments mit einbezogen.

Diese, wir müssen sagen, unendlich einfache Erklärung für die bisher beschriebenen intersexuellen Umwandlungen erlaubt uns nun, abzuleiten, wie die weitere intersexuelle Umwandlung in den höheren Intersexualitätsstufen erfolgen muß. Das folgende Diagramm (Fig. 47) macht es klar. Auf der Abszisse ist die Entwicklungszeit aufgetragen, die mit der starken Ordinate, dem Zeitpunkt der Chitinisierung, ihr Ende findet. Eine andere Zeitbestimmung ist durch die Verpuppung gegeben. Die gebrochenen Ordinaten geben uns verschiedene Lagen des Drehpunkts, früh und spät in der Entwicklung, an, und damit verschiedene Stufen der weiblichen Intersexualität. Ein jeder Teil des Kopulationsapparates braucht normalerweise eine bestimmte Zeit zu seiner Ausbildung. So braucht die Ringbildung des 9. Segments die Zeit, die durch die Länge des Keils gegeben ist. Der Prozeß erreicht aber mit der Chitinisierung sein Ende, das Produkt ist also sozusagen ein Querschnitt des in diesem Moment erreichten Entwicklungsstadiums. Mit Rückverlegung der Drehpunktlinien wird also ein immer höheres Entwicklungsstadium zur Zeit der Chitinisierung erreicht und wenn die Drehpunktlinie III erreicht ist, so wird der Chitinring sich völlig männlich entwickeln und natürlich ebenso bei jedem früheren Punkt = Intersexualitätsstufe.

Darüber findet sich die Situation für Labien und Uncus dargestellt. Einige Zeit nach der Verpuppung beginnen die Labien als zwei Platten auszuwachsen und sind vor der Chitinisierung fertig (der schwarze Keil). Ist nun bei schwacher Intersexualität der Drehpunkt der Linie IV entsprechend gelegen, so hört von da an die Labienbildung auf und was sich noch weiter ausbildet, ist uncusartig (der helle Teil des Keils III). Tritt nun der Drehpunkt noch früher ein, so entsteht die folgende interessante Situation: Die Labien sind paarig, der Uncus unpaar. Die Bildung der paarigen Labienanlagen hat begonnen, wenn der Drehpunkt kommt, und nun geht alles weitere Wachstum unpaar

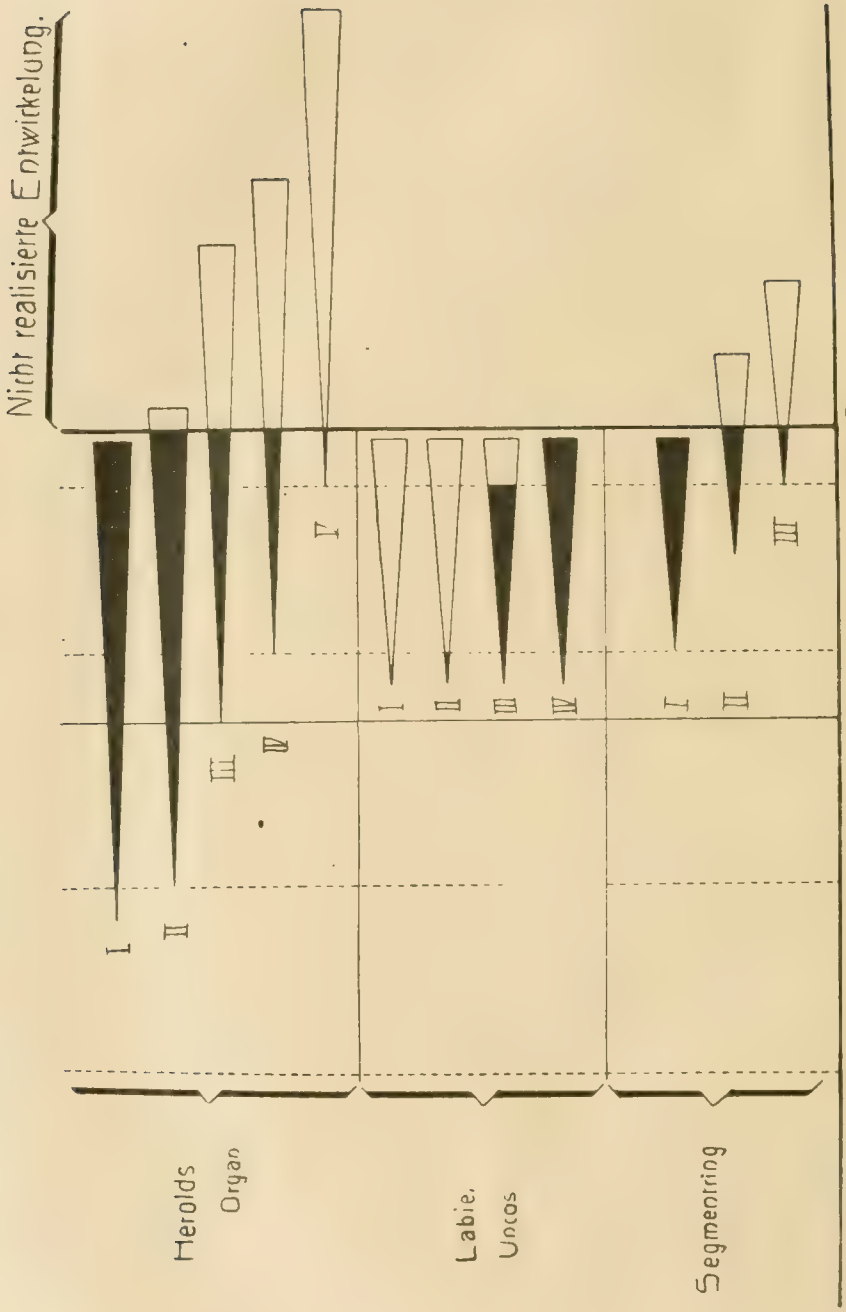


Fig. 47. Graphische Darstellung der intersexuellen Entwicklung der einzelnen Teile des Kopulationsapparates.

vor sich: es muß also ein Gebilde entstehen, das auf eine mehr oder minder lange Strecke peripher paarig und proximal unpaar ist. Und die Gestalt der paarigen Enden muß im wesentlichen uncusartig sein (Keil II). Bei jedem noch höheren Grad von Intersexualität muß dann ein Uncus vorliegen. Herolds Organ nun legt sich schon frühzeitig in der männlichen Raupe an, hat also eine lange Entwicklungszeit. Wenn also der Drehpunkt beim Weibchen spät kommt und nun die Entwicklung eines Heroldschen Organs beginnt, so erreicht sie bis zur Chitinisierung erst die frühsten Embryonalstadien (Keil IV). Je früher nun der Drehpunkt kommt, umso weiter gelangt die Entwicklung und darau folgt, daß die ansteigende Intersexualitätsreihe uns eine richtige Entwicklungserie der Derivate des Heroldschen Organs zeigen muß, die auf successiven Entwicklungsstadien mit der allgemeinen Körperchitinisierung ebenfalls chitinisiert werden. Und erst bei höchstgradiger Intersexualität, also sehr früher Lage des Drehpunkts, können wir die vollständige Entwicklung dieser Organe, also Valven und Penis, erwarten, und damit die vollständige Umbildung des weiblichen in den männlichen Apparat. Und dies ist nun in der Tat genau die Art, wie die Umbildungen mit den höheren Intersexualitätsstufen vor sich gehen. Wir brauchen sie somit gar nicht weiter zu diskutieren, sondern können sie einfach an der Hand der Abbildungen betrachten.

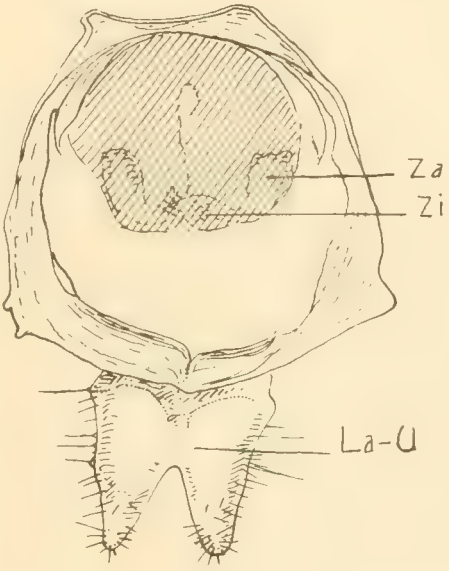


Fig. 48. Kopulationsapparat des intersexuellen Weibchen XA 55,23. Za, Zi die unter der Analconusplatte durchscheinenden äußeren und inneren Zapfen des Heroldschen Organs. Von der Ventralseite.

In Fig. 48 sehen wir die Ventralansicht des Kopulationsapparates eines stark intersexuellen Weibchens der Kreuzung Kumamoto × Aomori. Der Ring ist, bis auf den Saccus, fertig. Die Labien oder Uncus, wie man es jetzt nennen will, sind basal unpaar, peripher paarig. Vorn liegt die dünne Chitinplatte des Analconus (schraffiert). Hier finden

wir nun zuerst Derivate des Heroldschen Organs. Wir verweisen auf die oben (Fig. 34) gegebene Darstellung seiner Entwicklung in der männlichen Raupe. In dem intersexuellen Kopulationsapparat ist nun die topographische Situation ein wenig anders als in der Raupe. Bei dieser bildet sich ja Herolds Organ zuerst als eine tiefe uterusartige Tasche aus, in deren Tiefe sich die Zapfenpaare als Anlagen von Valven

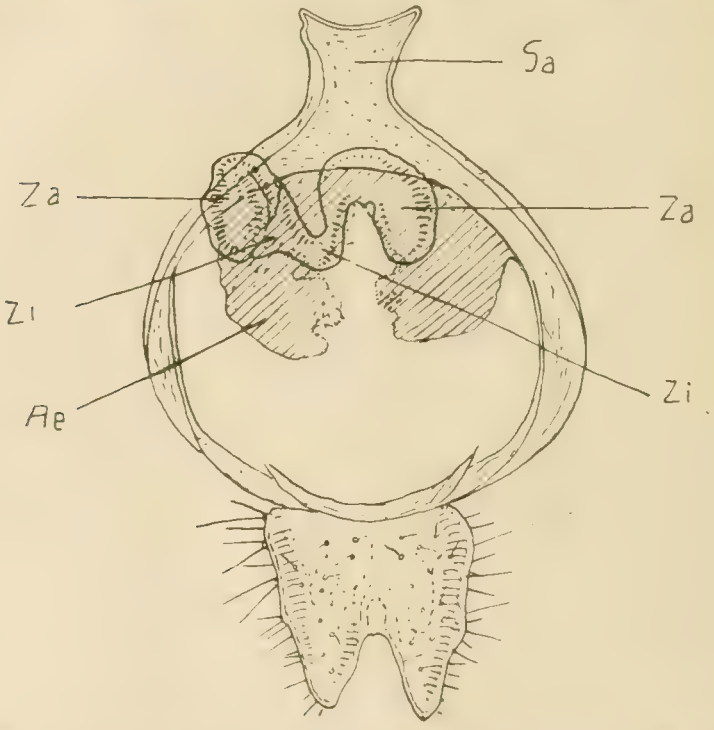


Fig. 49. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens von V A 24 × 27 von dorsal (vorn, innen) gesehen. Za, Zi äußere und innere Zapfen des Heroldschen Organs.

und Penis differenzieren. Bei der Umwandlung der Raupe in die Puppe öffnet sich aber die Tasche zu einer weit offnen Mulde, in der jene Zapfen nun vorragen. Bei den intersexuellen Weibchen beginnt nun aber die Ausbildung des Heroldschen Organs erst in der Puppe. Es kann somit von der enghalsigen Tasche nicht die Rede sein, sondern wir haben von Anfang an die flache Mulde gegeben, in die die Öffnung des Analconus, wie schon erwähnt, führt. In deren Tiefe differenzieren sich dann die Zapfen. Ob zuerst, wie in der Raupenentwicklung, ein

einfacher paariger Zapfen auftritt, wissen wir nicht. Tatsächlich finden wir als erste Stufe die paarigen Zapfen, die bereits einen kleinen, inneren und größeren äußeren Abschnitt zeigen. Wenn die Chitinisierung der Segmente erfolgt, bedecken sich auch diese Zapfen an ihrer in die Mulde ragenden Oberfläche mit Chitin und so finden wir jetzt hinter dem Analconus ein Chitingebilde, bestehend aus zwei Paar

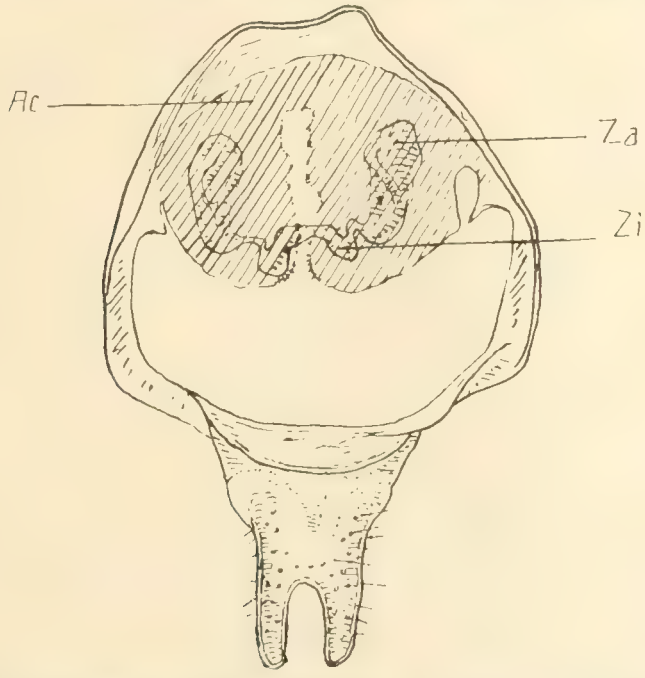


Fig. 50. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus VA 24 · 27 von der Ventralseite. Za, Zi äußere und innere Zapfen des Heroldschen Organs unter der Analconusplatte.

kalottenförmigen inneren und äußeren Chitinkuppen (Za, Zi), von denen die inneren kleiner als die äußeren sind. Deutlicher noch tritt das in der Fig. 49 der gleichen Kreuzung hervor. Die Chitinkalotten sind hier bei der Präparation etwas aus der Medianebene verschoben. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 136 des gleichen Apparats zeigt vielleicht noch deutlicher den Befund. Der Überzug des äußeren Zapfens za ist also die chitinisierte Valvenanlage, die des inneren Zapfens zi die paarige Penisanlage. In dieser Figur erscheint auch zum erstenmal vorn am Ring der Saccus. Textfig. 50 und die zugehörige Photographie Taf. VIII.

Fig. 138 geben ein weiteres Stadium aus der gleichen Kreuzung. Die Umwandlung der Labien in den Uncus ist weiter fortgeschritten. Die lateralen Zapfen des Heroldschen Organs strecken sich bereits zur Form der Valvenanlage. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 137 zeigt ein weiteres ähnliches Bild, bei dem die Valvenanlagen bei der Präparation etwas nach vorn gedrückt wurden und so über den Ring vorragen. Textfig. 51

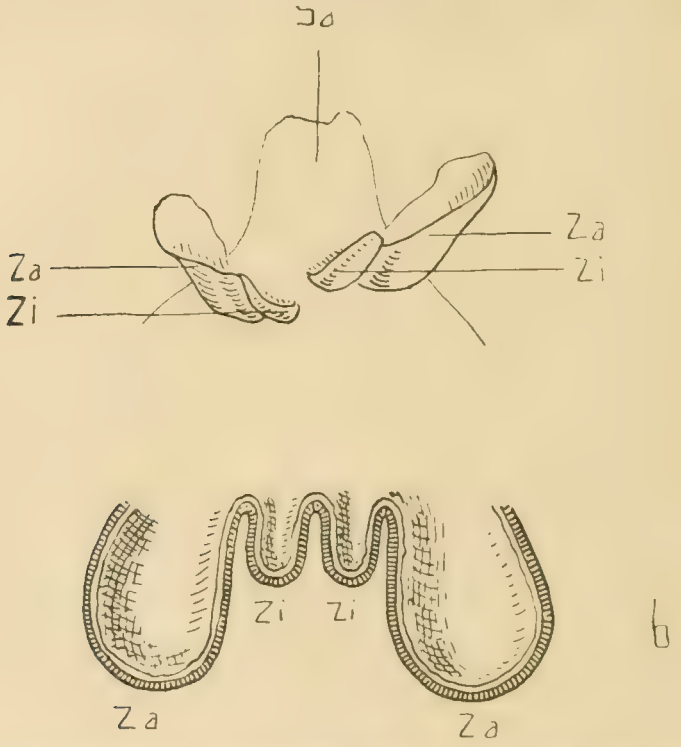


Fig. 51. Die Chitinschalen auf der Oberfläche der Valven- und Penisanlagen des Kopulationsapparats Taf. VIII, Fig. 137 schräg von hinten gesehen. b Schematische Darstellung dieses Zustandes. Za äußere Zapfen. Zi innere Zapfen. Sa Saccus.

zeigt diese Heroldschen Zapfen, wie sie sich schräg von der Dorsalseite gesehen, darstellen, wobei der kalottenförmige Chitinbezug der Zapfen deutlich wird. Zur Erklärung ist das Schema dieses Stadiums in b zugefügt. Textfig. 52, 53 schließen die Serie starker Intersexualität ab. Sie stammen von zwei extremen Plusindividuen der Kreuzung Hokkaido · Gifu I. Der Uncus ist noch nicht richtig ausgebildet. Der Rest des Analconus ist verschwunden. Die äußeren Zapfen beginnen sich dem

Segmentring anzulegen und zu rudimentären Valven zu chitinisieren. Die Chitinkalotten der Penisanlage sind hier noch im Zusammenhang mit den Valvenanlagen chitinisiert. Photographie Taf. VIII, Fig. 140 gibt den gleichen Apparat wie Fig. 53 wieder. Damit kommen wir bereits zu höchstgradiger Intersexualität. Fig. 54 schließt sich an die vorhergehenden an; sie entstammt der Kreuzung Rheinland × japonica Y. Die

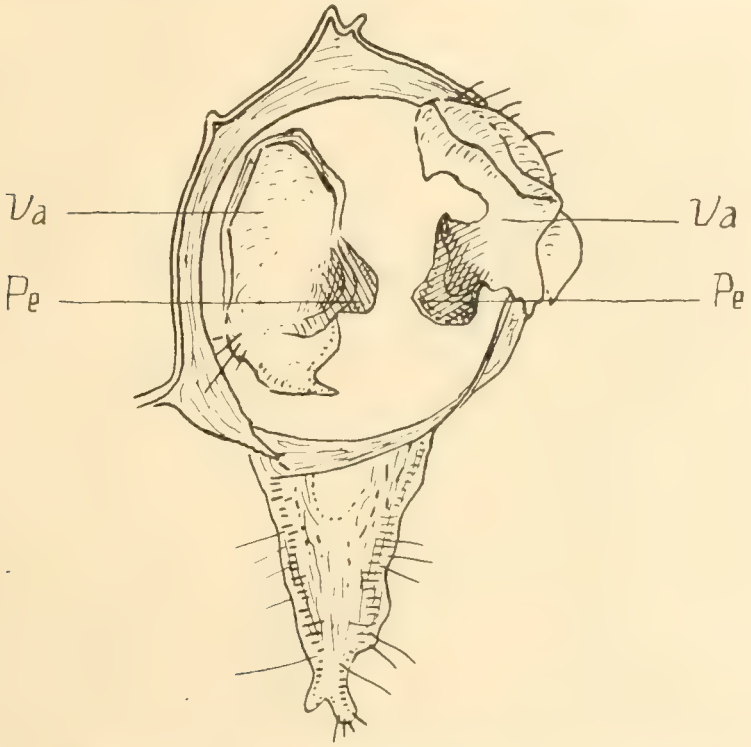


Fig. 52. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens von V A 21 · 31 von vorn (innen) gesehen.

Valvenanlagen sitzen in ihrer richtigen Lage, seitlich am fertigen Chitinring, sind aber noch auf dem Stadium wie in einer jungen männlichen Puppe. Das gleiche gilt für die Penisanlagen. Zum Vergleich sei eine Kopie von Zanders Figur reproduziert (Fig. 55), die den Zustand einer solchen Puppe als Rekonstruktion darstellt. Die Photographie Taf. VIII, Fig. 141 gibt den gleichen Apparat wieder. Ein ähnliches Stadium, in dem aber die Valvenplatten mehr ventral liegen, ist in Fig. 142.

Taf. VIII photographisch wiedergegeben. Endlich folgen die letzten Stufen der Umwandlung in Fig. 56, 57 von extremen Plustieren der Kreuzung Fiume × Gifu I, ebenso die Photographie Taf. VIII, Fig. 143. Sie bedürfen keiner weiteren Erklärung. Den Abschluß der Serie bilden dann die Weibchenmännchen mit völlig männlichen Geschlechtsapparaten, wie sie 1914 von uns abgebildet wurden.

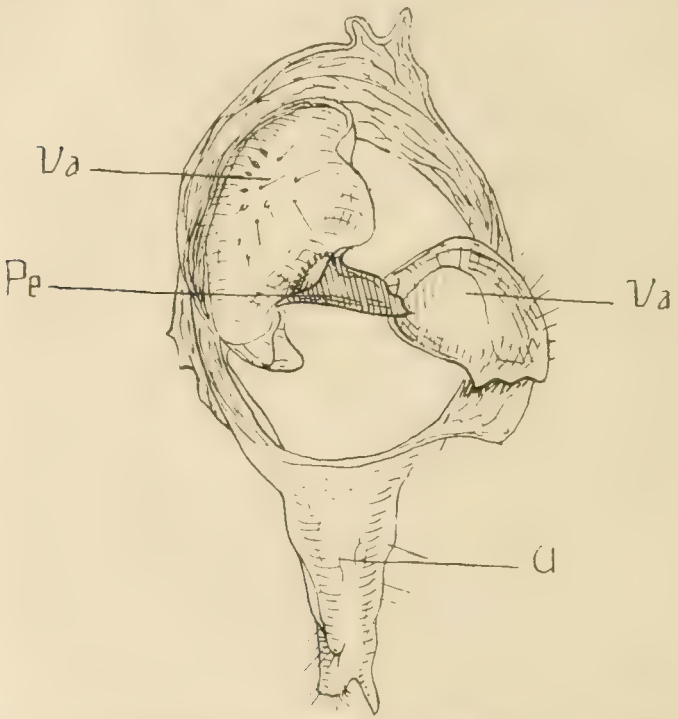


Fig. 53. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchen von VA 21 · 31, von hinten gesehen.

Wir sehen somit, daß schließlich bei höchstgradiger Intersexualität ein völlig männlicher Kopulationsapparat erreicht wird. Es bleiben somit nur noch die Fälle völliger Geschlechtsumwandlung übrig, in denen natürlich alle Männchen auch männliche Kopulationsorgane zeigen sollen. Wir haben, um dessen sicher zu sein, von einer ganzen solchen Zucht sämtliche Kopulationsorgane präpariert und nicht einen einzigen gefunden, der nicht völlig männlich gewesen wäre.

Wir möchten zum Schluß dieses Abschnitts nochmals darauf hinweisen, daß die gegebenen Tatsachen nicht nur entscheidend für die

Lösung des Intersexualitätsproblems sind, sondern ganz außerordentliche Perspektiven entwicklungsphysiologischer Natur eröffnen, auf die wir an anderer Stelle zurückzukommen hoffen.

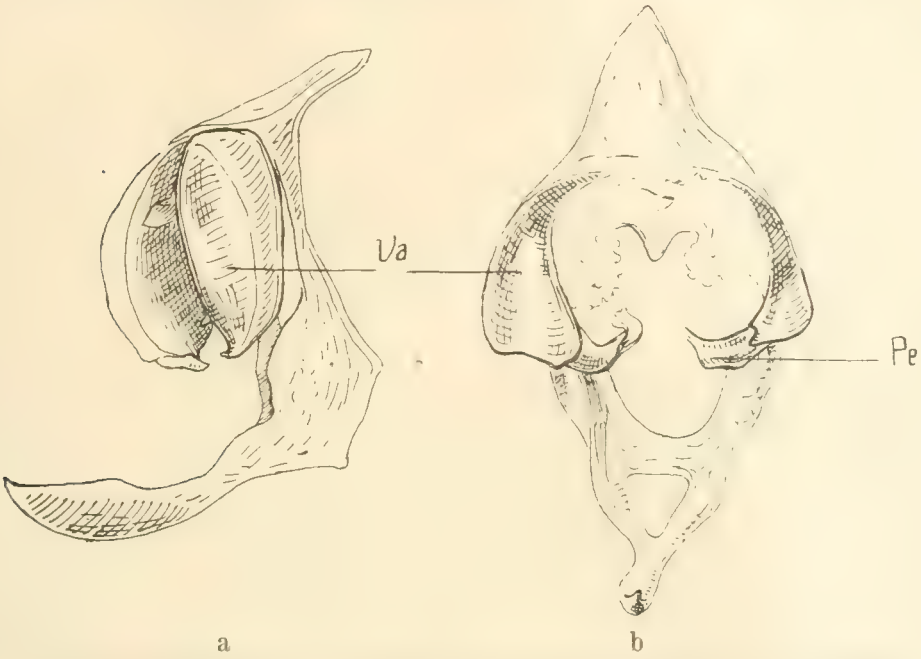


Fig. 54. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchen aus d, 1912; a von der Seite, b von ventral. Pe Penisanlage. Va Valven.

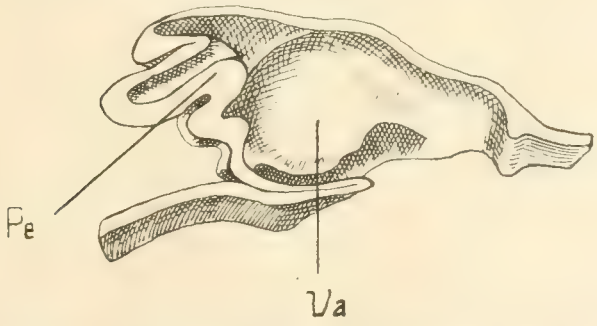


Fig. 55. Rekonstruktion der rechten Hälfte der Genitaltasche einer normalen jungen männlichen Puppe mit Penis- (Pe) und Valvenanlage (Va). Nach Zander.

c) Der Kopulationsapparat intersexueller Männchen.

Das letzte Organ, das im männlichen Kopulationsapparat zur Entwicklung gelangt, ist der Uncus. Und so erscheint es selbstverständ-

lich, daß an ihm auch die ersten Zeichen intersexueller Veränderungen wahrgenommen werden. Sein morphologisches Äquivalent sind die paarigen Labien: das erste Zeichen schwacher männlicher Intersexualität ist aber die Verdoppelung des Uncus, teils nur peripher, teils der ganzen Länge nach. Das bedeutet also, daß mit dem Einsetzen des Drehpunkts der noch nicht chitinisierte Uncuszapfen sich der Länge nach spaltet. Solche Stadien sind in Fig. 59 und Taf. VIII, Fig. 147 abgebildet.

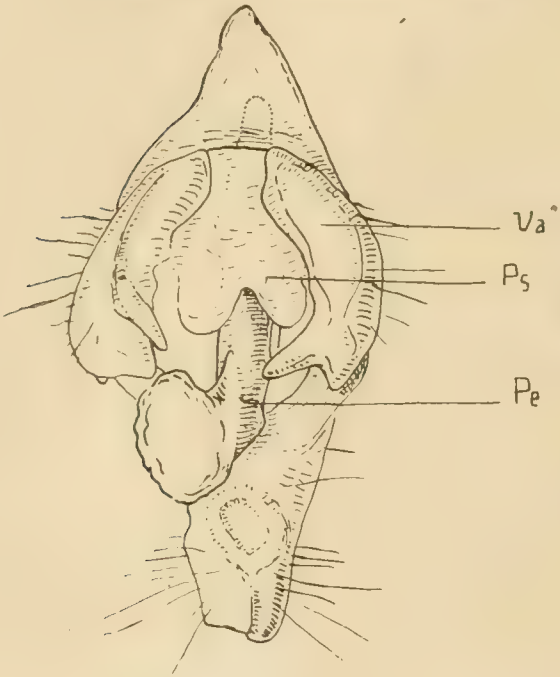


Fig. 56. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchen aus V A 35. Von der Ventralseite.

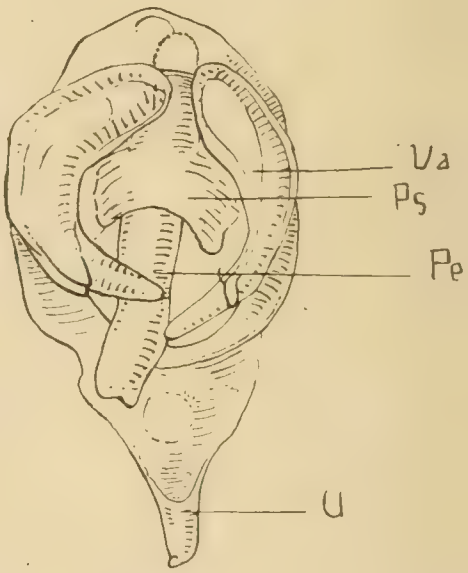


Fig. 57. Kopulationsapparat eines intersexuellen Weibchens aus V A 35. Bezeichnungen wie Fig. 32.

Dies ist, wie gesagt, das erste typische Zeichen männlicher Intersexualität, denn Männchen mit beginnender Intersexualität zeigen noch völlig normale Begattungsapparate; nur manchmal ist der Uncus statt hakenförmig nach hinten zu ragen, nach der Ventralseite zu eingeklappt (Fig. 58). Die weiteren Veränderungen mit ansteigender Intersexualität bestehen nun darin, daß sich allmählich die beiden Unci in zwei richtige Labien verwandeln und zwar beginnen diese Änderungen, wie zu erwarten, von der Basis aus und beziehen erst zuletzt auch die

Spitze des Uncus ein. Besser als durch Beschreibung wird die Serie der fortschreitenden Veränderungen durch Fig. 60—65 erläutert, sowie die Photos Taf. VIII, Fig. 146—149. In Fig. 60 (schwache L.) sehen wir seitlich

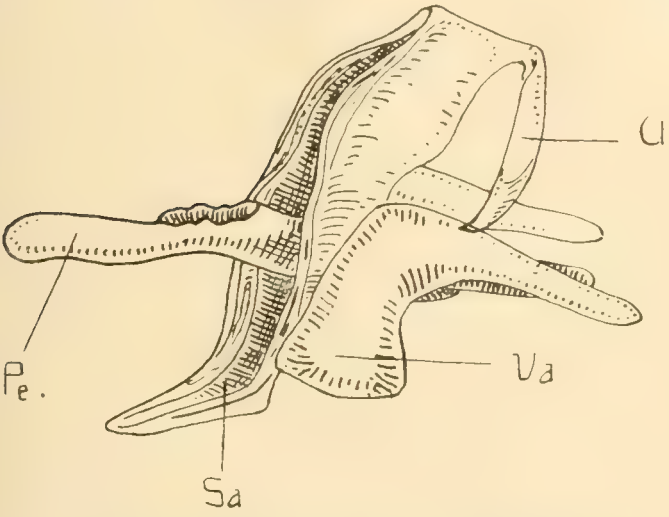


Fig. 58. Kopulationsapparat eines intersexuellen Männchens mit eingeklapptem Uncus von der Seite gesehen.

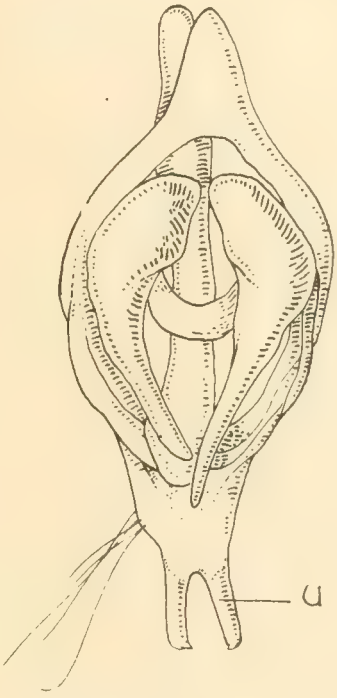


Fig. 59. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens X A 51,24.

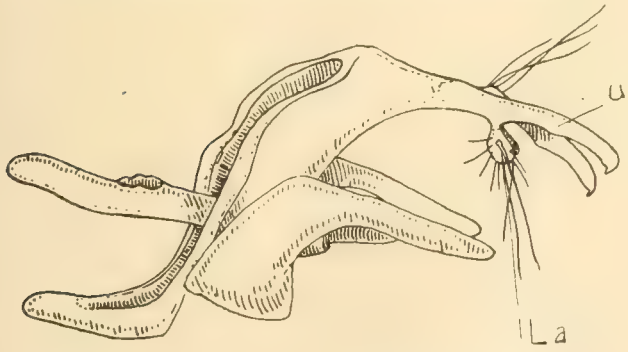


Fig. 60. Kopulationsapparat eines intersexuellen Männchens von X A 51 von der Seite.

an der Basis des paarigen Uncus flügelförmige behaarte Auswüchse auftreten, den Beginn der Schaufel der Labien, in Fig. 61 und Photo Taf. VIII, Fig. 146 ist der Uncus bis zur Anwachsstelle paarig, die Labienschaufeln sind beträchtlich ausgebildet, aber seitlich hängt ihnen noch die Uncusspitze an. Als Abnormität (s. später) findet sich die Anlage

einer überzähligen Valve. Textfig. 62 und Photo Taf. VIII, Fig. 148 gibt einen ganz ähnlichen Apparat von der Seite wieder. Bei starker Intersexualität werden dann schließlich zwei richtige Labien am Ring vorgefunden, die nur öfters noch am Innenrande mehr oder minder umfangreiche Reste der Uncusspitzen aufweisen. Fig. 63, 64 und Taf. VIII, Fig. 149 zeigen den Zustand von der Seite gesehen, Fig. 65 einen Apparat in der Ventralansicht.

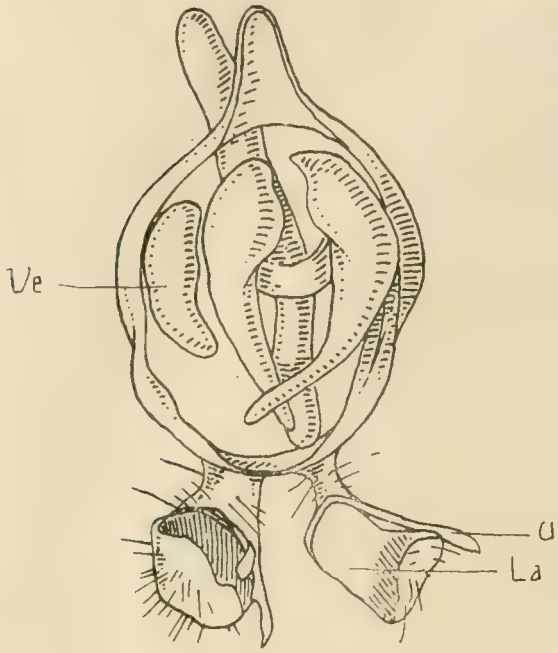


Fig. 61. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens XA 51,5, von ventral gesehen. Ve überzählige Valve.

Diese Abbildungen zeigen nun, daß auch bei stark mittlerer Intersexualität der ganze Kopulationsapparat außer dem Uncus unverändert bleibt. Dies ist entwicklungsphysiologisch sehr interessant. Was zunächst das ringförmige 9. Segment betrifft, so ist es hier wohl ebenso wie mit den Antennen: Während bei dem intersexuell werdenden Weibchen die nicht vorbereitete Chitinisierung des Segments nach dem Drehpunkt fortschreitend nachgeholt werden kann, kann bei dem Männchen die schon fertig angelegte Konfiguration des Segments nicht mehr rückgängig gemacht werden. Es

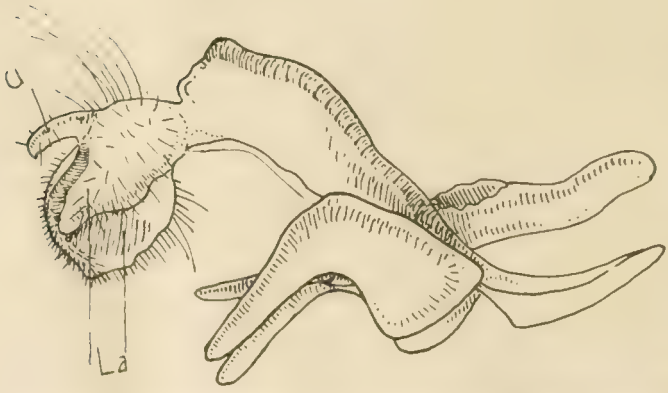


Fig. 62. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 51,1 von der rechten Seite.

setzt das voraus, daß die Entscheidung über die Form der späteren Chitinisierung des Segments schon in der frühen Puppe gefallen ist. Genaue embryologische Daten hierzu fehlen; das, was bekannt ist, spricht aber jedenfalls nicht dagegen.

Noch bemerkenswerter ist aber, daß Valven und Penis, die Derivate des Heroldschen Organs, unverändert bleiben. Nun sind diese ja sehr früh in der Raupe schon angelegt, aber die definitive Gestaltung erfolgt erst in der Puppe und in den höheren Intersexualitätsstufen sicher nach dem Drehpunkt. Wenn wir diesen Fall aber genauer erwägen, so sehen wir, daß die Situation von allen anderen Organen des Körpers verschieden ist[1]). Jedes andere Organ hat eine sexuelle Alternative: die Antenne kann lang oder kurz gefiedert sein, die Gonade ein Hoden oder ein Ovar, der Auswuchs des 10. Segments ein

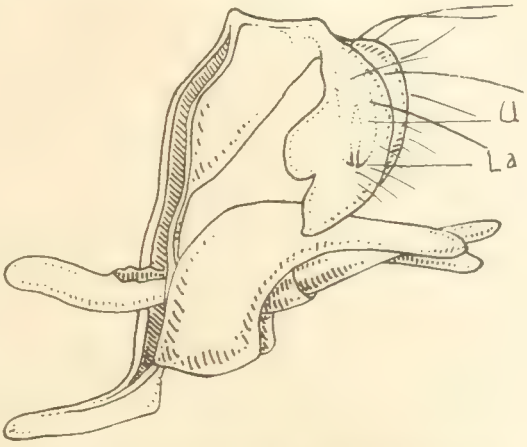


Fig. 63. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 51,30, von der Seite gesehen.

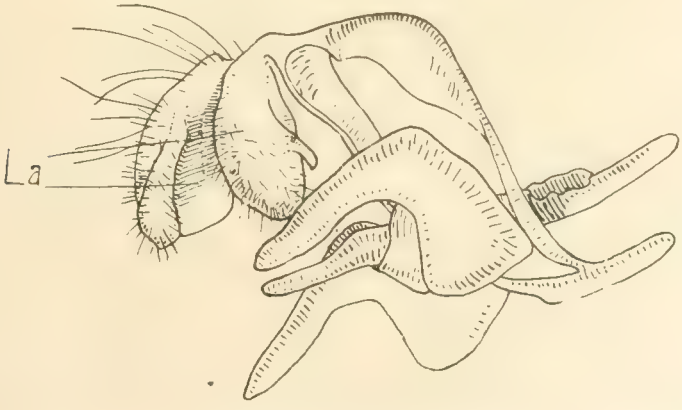


Fig. 64. Kopulationsorgan des intersexuellen Männchens XA 50,20, von der Seite gesehen. La Labien.

[1]) Mit Ausnahme eines Teils der weiblichen Geschlechtsorgane, s. nächster Abschnitt.

Uncus oder zwei Labien. Herolds Organ ist aber ein rein männliches Organ. Seine Bildung aus Zellmaterial am Hinterende des 9. Segments ist zwar ebenfalls eine Alternative: wenn es aber einmal angelegt ist, wie in der sich verpuppenden männlichen Raupe, so hat es keine alternative Differenzierungsmöglichkeit mehr, es kann nur Valven und Penis ausbilden, oder es könnte seine weitere Entwicklung unterbrechen. Daß

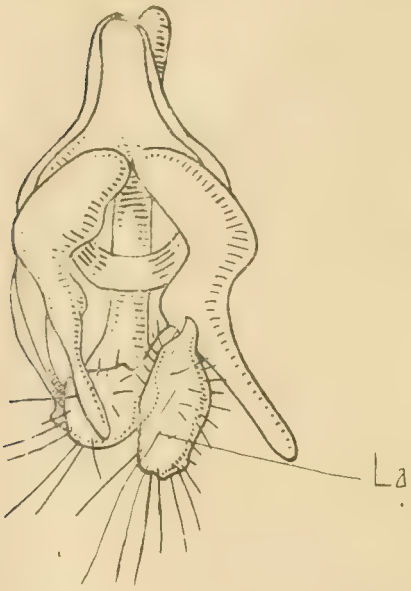


Fig 65. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens X A 50,1.

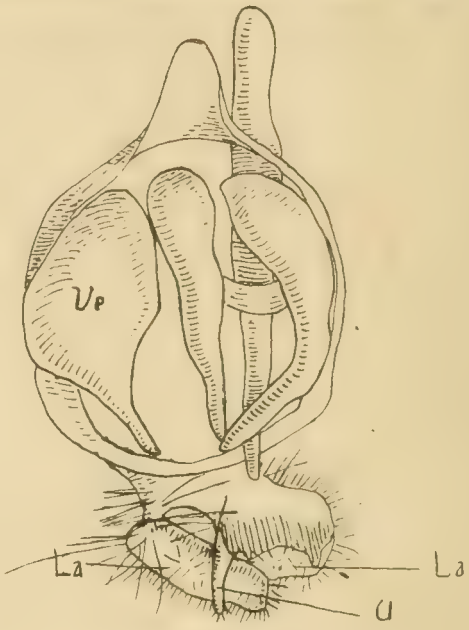


Fig. 66. Kopulationsapparat des intersexuellen Männchens X A 51,14 mit überzähliger Valve Ve. Von der Ventralseite.

es das letztere nicht tut, ist eine entwicklungsphysiologisch sicher bedeutungsvolle Tatsache.

Ganz ohne Einfluß bleibt übrigens das Einsetzen des Drehpunkts nicht auf das Schicksal der Produkte des Heroldschen Organs. Sie zeigen nämlich in den höheren männlichen Insersexualitätsstufen eine ganz außerordentliche Neigung zu Mehrfachbildungen. Solche kommen ja auch sonst vor, aber hier ist der Prozentsatz der Mehrfachbildungen ein größerer als der normaler Zustände. Die Abnormitäten bestehen in der mehr oder minder vollständigen Ausbildung von einem oder einem Paar Extravalven. Ihre Symmetrieverhältnisse folgen stets Batesons Gesetz. Fig. 61, 66, 67 geben einige Beispiele, die letztere mit 4 Valven.

(Es ist klar, daß diese Tatsache zu interessanten Schlußfolgerungen in bezug auf das Regenerationsproblem führen kann; beginnt doch die Mehrfachbildung, sobald die Differenzierung ohne den kontrollierenden Einfluß der normalen Hormonenproduktion fortschreitet!)

Weitere Intersexualitätsstadien für Männchen liegen bisher noch nicht vor, vielleicht sind sie sogar physiologisch unmöglich. Denn es ist wohl denkbar, daß nur eine kleine Rückverlegung des Drehpunkts von hier aus genügt, um eine völlig weibliche Chitinisierung zu bedingen.

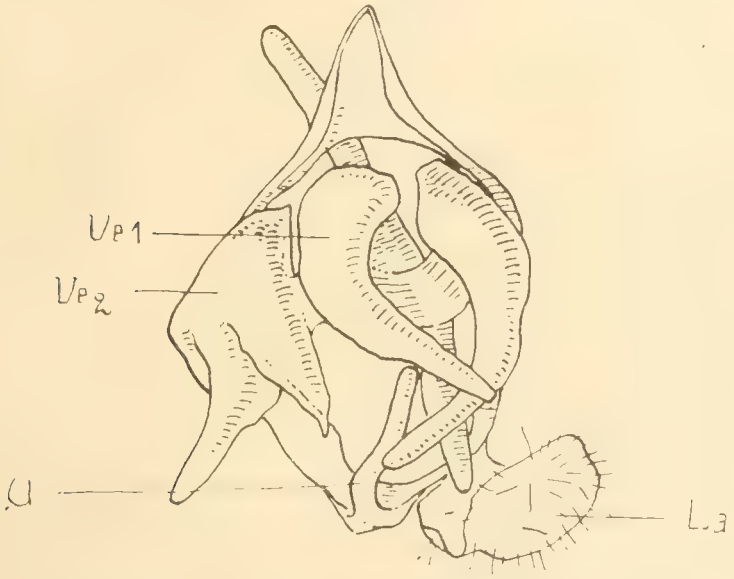


Fig. 67. Kopulationsorgan eines intersexuellen Männchens von X A 51 mit Doppelmißbildungen der Valven. Ve_1 und $_2$ die beiden Extravalven.

In den Zuchten mit völliger Geschlechtsumwandlung aller genetischen Männchen sind keine Abnormitäten der Kopulationsapparate der Weibchen festzustellen.

d) Abnormitäten.

Wir haben soeben bereits die Mehrfachbildungen stark intersexueller männlicher Kopulationsapparate kennen gelernt. Derartige Abnormitäten sind nun bei allen Intersexualitätsgraden anzutreffen. Relativ selten sind sie bei den niedrigen und mittleren Stufen weiblicher Intersexualität. Immerhin kommen sie auch hier vor, wie Fig. 68 mit der Verdoppelung

der linken Labie (schraffiert) zeigt. Als seltene Abnormität sei in Fig. 69 ein schwach intersexueller Apparat der Kreuzung Hokkaido Gifu wiedergegeben, in dem neben Mehrfachbildungen des Apophysen-

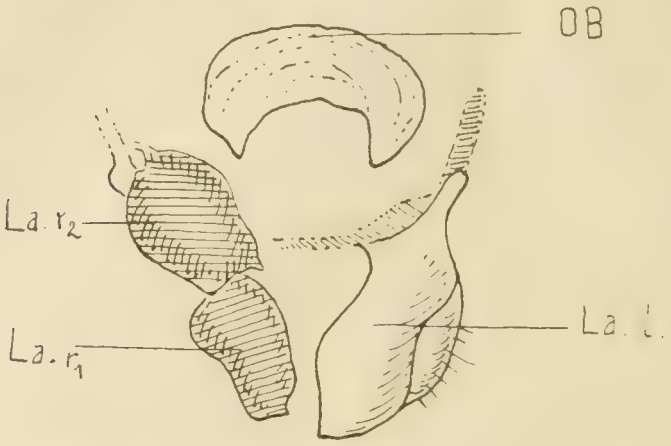


Fig. 68. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchens von VA 26, von der Ventralseite mit Verdoppelung der rechten Labie.

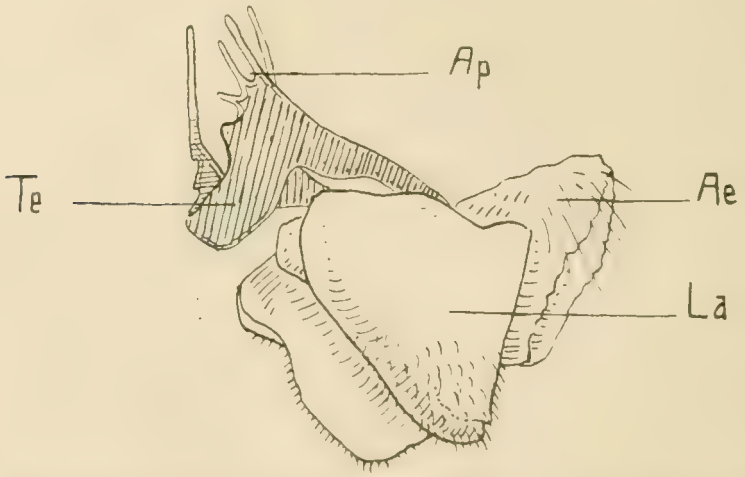


Fig. 69. Kopulationsorgan eines intersexuellen Weibchens von VA 26 von der Seite gesehen, mit abnormer Ring- und Apophysenbildung.

endes bereits ein breiter bandförmiger Tergit (anstatt eines Sterniten) chitinisiert ist. Relativ häufig finden sich Abnormitäten aber bei den höchsten weiblichen Intersexualitätsstufen, den Weibchenmännchen. Hier

kommen sowohl Ausfälle, wie Fehlen einer Valve oder des Penis oder eines Teils des Penis vor, als auch Verdoppelungen. Fig. 70 und Photo Taf. VIII, Fig. 144 zeigt einen solchen Typ, weitere sind bei Goldschmidt und Poppelbaum 1914 abgebildet.

Den teratologischen Abnormitäten stehen die Symmetriestörungen gegenüber, die so häufig sind, daß sie als normal bezeichnet werden können. Sie bestehen darin, daß die Organe einer Körperhälfte in der intersexuellen Umwandlung denen der anderen vorauseilen, also etwa, daß links schon eine Labie vorhanden ist, während rechts noch Uncus struktur vorherrscht usw. Viele Beispiele finden sich in den früheren Abbildungen. Auch dieser Tatsache kommt eine beträchtliche Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie der Vererbung zu. Sie zeigt, daß der „Drehpunkt" für die beiden Körperhälften zu etwas verschiedenen Zeiten einsetzen kann, eine Tatsache, die mit den Determinationsverhältnissen im Insektenkörper zusammenhängt, wie wir später noch sehen werden. Noch mancherlei Einzelheiten könnten von den Kopulationsapparaten angegeben werden, die aber nur die Beschreibung verbreiterten, ohne die Kenntnis zu vertiefen.

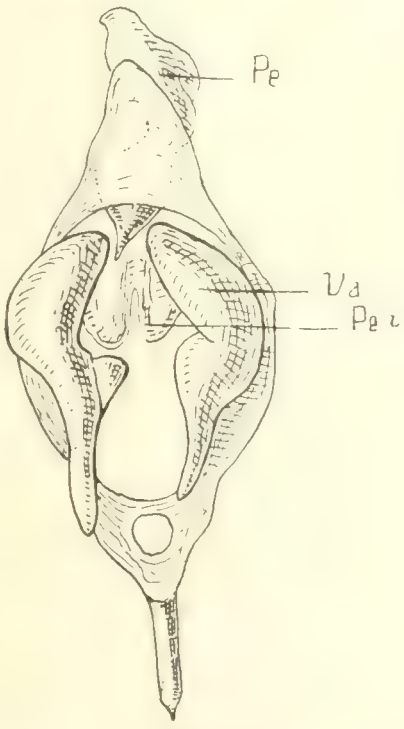


Fig. 70.
Kopulationsapparat eines Weibchenmännchens aus T 14, 1913.

C) Die Geschlechtsausführwege.

Der normale weibliche Ausführapparat ist in Fig. 71 dargestellt. Die vier Eiröhren jeder Seite münden in je einen Ovidukt und diese vereinen sich zu einem gemeinsamen Ovidukt, der in *vestibulum* und *vagina* übergeht. In letztere münden die beiden Kittdrüsen mit ihrer dicken Basis und lang-fadenförmigen Enden. In das *vestibulum* mündet das *receptaculum seminis* und der innere Verbindungsgang von der *bursa copulatrix*.

Der männliche Apparat (Fig. 72) besteht aus den paarigen *vasa deferentia*, die sich kurz vor ihrer Vereinigung zu den *vesiculae semi-*

nales erweitern. In diese mündet je eine fadenförmige Anhangsdrüse. Ein gemeinsamer *ductus ejaculatorius* führt dann zur Geschlechtsöffnung.

Entwicklungsgeschichtlich sind nun von den beiderlei Apparaten nur die beiden *vasa deferentia* nebst ihren verschmolzenen distalen Enden (*duct. ejac.*) den paarigen Ovidukten der Weibchen homolog. Beide sind in beiden Geschlechtern in identischer Form in der Raupe vor-

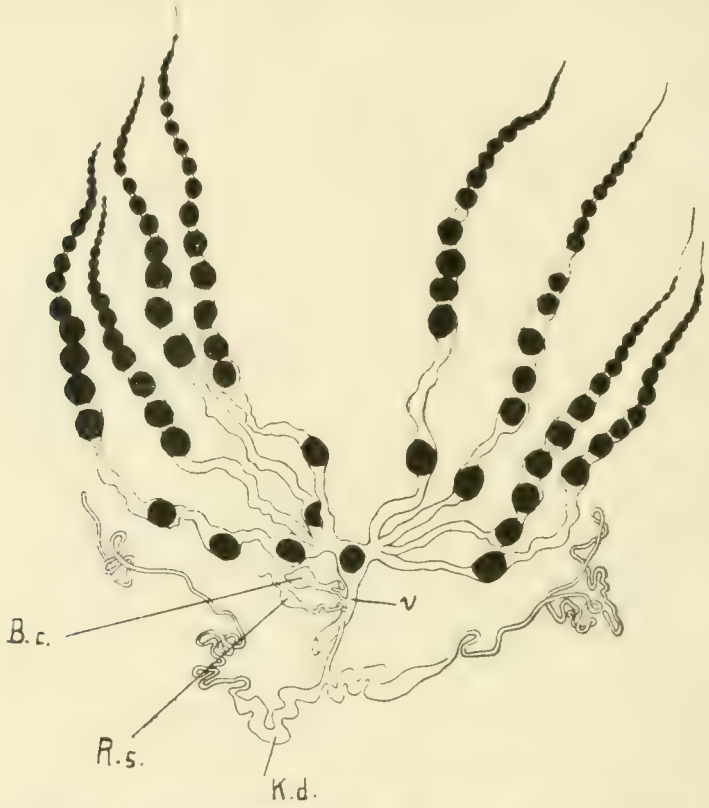


Fig. 71. Weibliche Genitalien von *dispar* nach Meisenheimer.
B. c. *Bursa copulatrix*. K. d. Kittdrüse. R. s. *Recept. seminis* v *Vagina*.

handen (Fig. 73). Alle anderen Teile sind aber einander entwicklungsgeschichtlich nicht homolog. Die gesamten verwickelten Endorgane des Weibchens entstehen aus Imaginalscheiben, für die beim Männchen kein Homologon vorhanden ist (Verson u. Bisson)[1]. Wir haben also hier

[1]) l. c.

vom Standpunkt des Intersexualitätsgesetzes aus die gleiche Situation, wie wir sie vorher für das Heroldsche Organ bei männlicher Intersexualität auseinandersetzten: Für alle weiblichen Teile außer den Ovidukten gibt es keine sexuelle Alternative: sie können sich nur weiblich entwickeln oder gar nicht.

So werden wir uns denn nicht wundern, daß wir auch bei intersexuellen Weibchen, bis hinauf zu starker Intersexualität, *receptaculum*, *bursa* und Kittdrüsen vorfinden, selbst wenn fast der ganze übrige Organismus schon männlich ist. Allerdings zeigen diese Organe oft Entwicklungshemmungen, wie Verkürzung oder Verästelung der Kittdrüsen, abnorme Gestaltung des *receptaculum*, Paarigkeit der Bursa (s. Abbildungen in früheren Publikationen). Und stets werden diese Teile von der viel stärkeren Chitinisierung des männlichen Abdomens betroffen, so daß Bursa und *receptaculum* auch noch am Macerationspräparat erhalten bleiben; gelegentlich ist diese Chitinisierung direkt hypertrophisch und dann erhalten wir nach Mazeration solche Bilder, wie es die Photographie Taf. VIII, Fig. 139 zeigt, mit der braunen Chitinblase des *receptaculums* dem Mazerationspräparat des Kopulationsapparates anhängend.

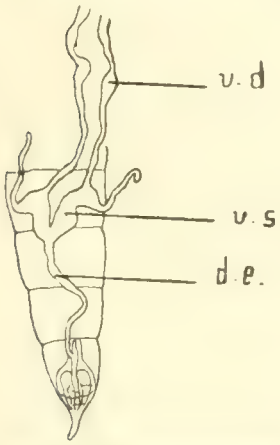


Fig. 72. Männliche Ausführgänge von *dispar* nach Meisenheimer. d. e. *duct. ejac.*, v. d. *vas deferens*, v. s. *ves. semin.*

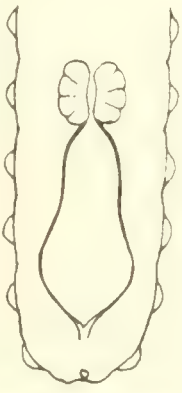


Fig. 73. Hoden mit *vasa deferentia* einer Raupe nach Meisenheimer.

Die Ovidukte aber zeigen natürlich bei starker Intersexualität den den *vasa deferentia* gleichenden larvalen Charakter, wie Fig. 28, S. 125 demonstrierte. Die letzte Umbildung eines derartigen Organs in ein männliches besteht nur noch in der Differenzierung der Abschnitte des *vas deferens* und der Verbindung mit dem Heroldschen Organ; und ferner dem Ausbleiben der Entwicklung von Bursa usw. Erst bei den Weibchenmännchen ist dies Stadium erreicht. Ihre Organe erscheinen völlig männlich, wie Fig. 74 zeigt.

Bei männlicher Intersexualität ist nun die Situation eine umgekehrte, nämlich so: Die beiden *vasa deferentia* sind homolog den beiden Ovidukten und in früheren Stadien sind sie bis zum Heroldschen Organ hin paarig. Wir erwarten somit, daß sie auf niedrigen Intersexualitätsstufen unverändert bleiben, während die höheren Intersexualitätsstufen sie paarig zeigen sollten, sowie die Übergänge in Oviduktcharakter enthalten müssen. Das letztere haben wir schon früher gesehen, als wir schilderten, wie bei der höchsten beobachteten, männlichen Intersexualität vom Ende des *vas deferens* 4 Eiröhrengänge in den Hoden hineinwachsen (s. Fig. 158, 159, Taf. X). Und die vollständige Paarigkeit der *vasa deferentia* einschl. *ductus ejaculatorius* wurde ebenfalls bei einigen intersexuellen Männchen der höheren Stufen festgestellt, wie Fig. 75 zeigt.

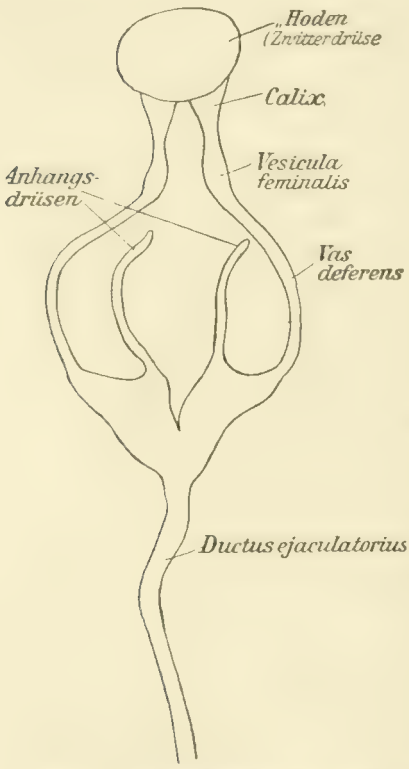


Fig. 74. Geschlechtsapparat eines Weibchenmännchens.

Was nun die übrigen weiblichen Organe betrifft, so haben sie kein Homologon beim Männchen und es ist daher möglich, daß sie mit Eintreten des Drehpunkts beginnen, sich zu entwickeln. Tatsächlich fanden wir bei mehreren stärker intersexuellen Männchen im äußersten Ende des Abdomens mehrmals harte Blasen von dem eigenartigen Aussehen, wie Fig. 76 a zeigt. Sie entsprechen genau einem von Verson und Bisson abgebildeten Entwicklungsstadium der weiblichen Kittdrüsen. Und in einem einzigen Fall besaß ein solches Männchen sogar eine unpaare richtig entwickelte Kittdrüse (Fig. 76 b). Ein Receptaculum seminis und Bursa kamen nie zur Beobachtung. Aber da wir bisher noch keine Schnittserien solcher Abdomina studiert haben, so kann dieser Punkt noch nicht als völlig geklärt betrachtet werden. Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß bei derartigen intersexuellen Männchen die Anhangsdrüsen der Samenblasen oft retortenförmig enden, wie es Fig. 76 c zeigt.

Das Verhalten der Geschlechtsausführwege stimmt also, soweit die Untersuchung bisher geht, mit der allgemeinen Gesetzmäßigkeit überein.

V. Die Instinkte.

Unter Instinkten verstehen wir hier nur dasjenige Verhalten, das ohne besondere physiologische Versuche erschlossen werden kann, und das sind einmal das allgemeine Benehmen bei Reizung und sodann die Sexualinstinkte.

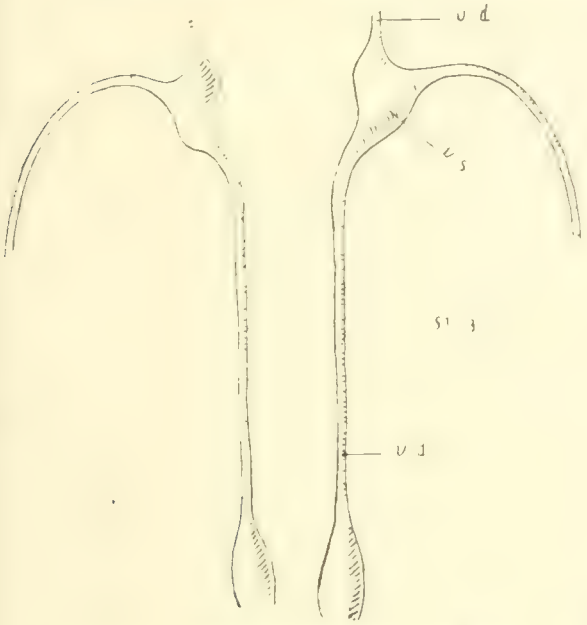


Fig. 75. Paarige Ausführgänge des intersexuellen Männchens XA 51.3. vs *vesicula seminalis*, vd *vas deferens*.

Fig. 76. a Kittdrüsenanlage aus dem Abdomen eines intersexuellen Männchens von XA 51. b eine Kittdrüse desgl. c Ende der Anhangsdrüse der *ves. sem.* bei einem intersexuellen Männchen aus XA 51.

A. Allgemeines Verhalten.

Der typische Unterschied in dem Verhalten der Geschlechter-Reizungen gegenüber ist der: normale Weibchen sind bei Tage vollständig apathisch. In der Gefangenschaft bewegen sie sich oft vom Ausschlüpfen bis zum Tod nicht oder fast nicht. Bei Tage schlagen sie fast nie mit den Flügeln. Wenn man sie anstößt oder von der Unterlage entfernt oder die Antennen reizt, bleiben sie in fast allen

Fällen völlig apathisch und lassen sich wie leblos wegstoßen. Nur hier und da trifft man einmal ausnahmsweise ein Weibchen, das auch bei Tage Neigung zum Flügelschlagen und Herumlaufen hat. In den vielen Jahren habe ich nie im Laboratorium ein Weibchen fliegen sehen.

Im Gegensatz dazu sind die Männchen sehr reizbar. Manchmal genügt das Öffnen einer Türe, um alle Männchen im Raum zu veranlassen, wie wild in ihren Käfigen herumzuflattern. Das gleiche tritt ein, wenn man Männchen berührt und es weiß ja ein jeder Züchter, wie schnell ein solches Männchen aus einem Glas oder Käfig davonfliegt[1]).

Die intersexuellen Weibchen zeigen nun in bezug auf diese Reaktion eine sehr interessante Reihe, die genau dem Maß der Intersexualität parallel ist. Bei beginnender Intersexualität verhält sich das Weibchen rein weiblich. Aber schon bei schwacher Intersexualität finden wir Individuen, die, wenn gereizt, ein paar Mal mit den Flügeln schlagen, ein Stückchen davonlaufen und sich dann wieder wie Weibchen ansetzen. Mit mittlerer Intersexualität finden wir Tiere, die etwas mehr männlich reagieren, nämlich, wenn gereizt, einen flatternden Sprung machen und dann wieder zur Ruhe kommen. Die Tiere mit höheren Graden mittlerer und beginnender starker Intersexualität verhalten sich schon fast wie Männchen, abgesehen davon, daß sie nach kurzem Flattern schnell wieder zur Ruhe kommen. Die noch höheren Grade aber benehmen sich genau wie Männchen.

Diese Reihe gehört zweifellos zu den interessantesten Erscheinungen der Intersexualität und hat nie verfehlt, besonderen Eindruck auf die zahlreichen Kollegen zu machen, denen ich sie im Laufe der Jahre demonstrieren konnte. Natürlich ist es schwer, sie in direkten Zusammenhang mit unserem Zeitgesetz zu bringen, da die morphologische Grundlage des Instinkts nicht klar ist. Die Gehirne intersexueller Tiere unterscheiden sich nicht von normalen, wie Herr Poppelbaum feststellte. Es ist aber bemerkenswert, daß diese Reihe ziemlich genau mit der Antennenumbildung parallel geht. Da das aber bei intersexuellen Männchen nicht zutrifft, so mag es bedeutungslos sein. Jedenfalls

[1] Es mag von Interesse sein, zu bemerken, daß die beste Methode, die Männchen völlig unbeschädigt einzufangen, die ist, den Käfig oder das Glas unter Vermeidung jeder Erschütterung zu öffnen, nachdem alle Männchen zur Ruhe gekommen sind, und dann die Tiere mit einem schnellen Griff von Daumen und Zeigefinger an beiden langgefiederten Antennen zugleich zu packen. Dr. Poppelbaum entdeckte diesen vortrefflichen Kunstgriff.

deutet dies alles darauf hin, daß auch Instinkte eine quantitative Basis haben[1]).

Die intersexuellen Männchen der niederen Grade benehmen sich genau wie normale Männchen und erst bei mittlerer Intersexualität kommen Individuen vor, die wieder die intermediären Instinkte mit ansteigend weiblicherem Verhalten zeigen. Nur ein einziges Individuum, das auch morphologisch am weitesten weibliche, verhielt sich vollständig wie ein Weibchen.

B. Die Sexualinstinkte.

Weibchen von beginnender Intersexualität üben normale Anziehungskraft auf Männchen aus und kopulieren mit ihnen. Aber schon bei schwacher Intersexualität hört die Anziehungskraft auf, eine regelmäßige zu sein und nur wenige Männchen werden angezogen; dann kommt eine äußerlich normal aussehende Kopula gelegentlich zustande, meist aber arbeitet sich das Männchen vergeblich ab, jedenfalls wegen der mangelhaften Öffnung der bursa copulatrix. Ein solches Weibchen nun hat, auch wenn es infolge mechanischer Unmöglichkeit der Eiablage, unfruchtbar ist, noch die Instinkte der Eiablage und reibt sich die Afterwolle ab, die so einen nur aus Haaren gebildeten Eischwamm darstellt. Weibchen mittlerer Intersexualität üben in der Regel überhaupt keine Anziehung mehr auf die Männchen aus und wenn ein besonders rabiates Männchen sich ihnen nähert, laufen sie davon. Nur zweimal wurde je ein Weibchen der Kreuzung Mass × Ogi beobachtet, das die zugesetzten Männchen anzog, so daß schließlich, nachdem das Weibchen öfters davongelaufen war, eine Art Copula gelang. Danach setzte sich das sonst in seinen Instinkten intermediäre Weibchen an dem das Glas abschließenden Nesseltuch an, wie es normale Weibchen gern zur Eiablage tun (als Ersatz für die Ablage an rauhe Rinde in der Natur) und rieb sich die spärlichen Büschel Afterwolle wie ein eierlegendes Weibchen ab.

Unter den stark intersexuellen Weibchen findet man dann bereits einige mit männlichen Sexualinstinkten. Sie flattern um die zugesetzten Weibchen herum und machen plumpe und ungeordnete Begattungsversuche, die nie, auch äußerlich nicht, gelingen. Man hat den Eindruck, daß sie nicht „unterscheiden" können, was beim Weibchen vorn und

[1]) Die naheliegende Idee, daß die Schwere des Abdomens etwas mit dem Fluginstinkt zu tun haben könne, erwies sich als irrig.

hinten ist, da sie ihren Hinterleib ebenso gegen den Kopf des Weibchens zu biegen, wie gegen andere Körperstellen. Die höchstgradig intersexuellen Weibchen (die Weibchenmännchen) endlich benehmen sich meistens völlig wie Männchen und versuchen, mit jedem Weibchen zu kopulieren. Nur sehr selten aber sind die Versuche erfolgreich, wohl infolge der häufigen Defekte des Kopulationsapparates. Oft mühen sich diese Tiere stundenlang ab, zu kopulieren, bis sie schließlich gänzlich abgeflattert liegen bleiben. Auch hier wird noch des öfteren beobachtet, daß die Kopulation an falschen Körperstellen des Weibchens versucht wird.

Fig. 77. Intersexuelles Männchen kopulierend.

Intersexuelle Männchen beginnenden und schwachen Typs verhalten sich vollständig wie normale Männchen und kopulieren erfolgreich, wie die Photographie Fig. 77 zeigt. Erst von mittlerer Intersexualität ab hört der Kopulationstrieb auf; umgekehrt wird aber eine Anziehung auf normale Männchen auch nicht beobachtet.

VI. Die Puppenhülle.

Es ist bekannt, daß die Puppenhülle der Schmetterlinge, abgesehen von Größe und Flügelform, das Geschlecht deutlich an der Konfiguration der letzten Abdominalsegmente (von der Ventralseite gesehen) erkennen läßt. In Fig. 78 a, b sind diese Segmente vom Schwammspinner dargestellt und der Unterschied wird ohne weiteres sichtbar. Diese Struktur könnte uns nun als gute Landmarke für die Lage des Drehpunkts dienen. Fällt er vor die letzten Tage des Raupenlebens, dann müssen die Strukturen den Einschlag des anderen Geschlechts erkennen lassen, wobei allerdings ein gewisser Spielraum zu lassen ist, bis die Neufiguration sich an der Oberfläche der sich verpuppenden Raupe bemerkbar machen kann. Danach muß also bei sämtlichen Intersexualitätstypen

unter starker Intersexualität die Puppenhülle normal sein, da wir gesehen haben, daß für sie der Drehpunkt nach der Verpuppung oder höchstens direkt vor der Verpuppung liegt. Wir haben im Jahre 1917 von fast 400 in Einzelzucht gezogenen Männchen, Weibchen und Intersexen aller Arten außer starker Intersexualität die Puppenhülle untersucht und das Resultat war: Normale Männchen und Weibchen zeigten die betreffenden Skulpturen ohne eine Abweichung. Weibchen be-

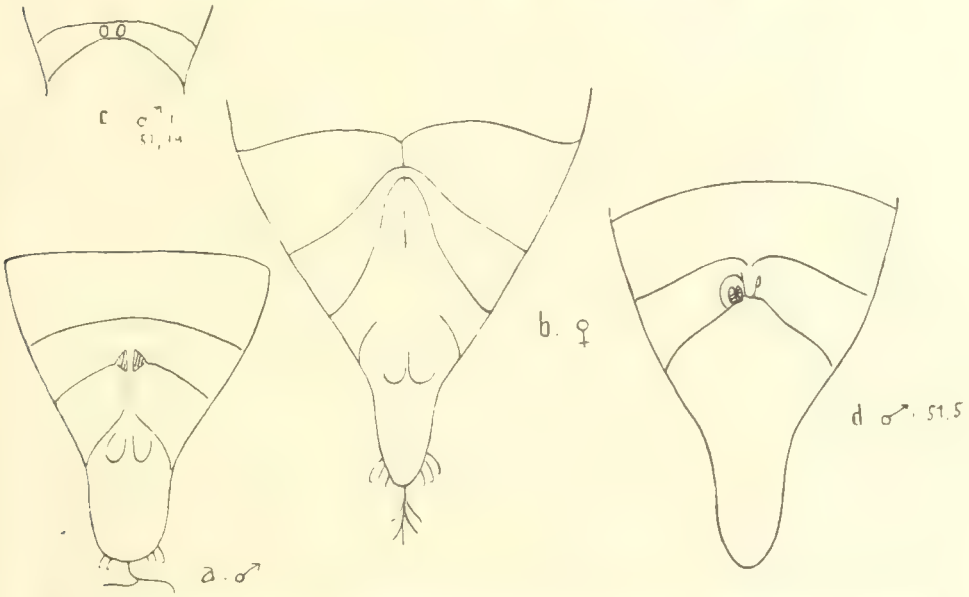


Fig. 78. Genitalsegmente der Puppenhülle von der Bauchseite. a Männchen. b Weibchen. c intersexuelles Männchen XA 51,14. d intersexuelles Männchen XA 51,5.

ginnender, schwacher und mittlerer Intersexualität einschließlich des Aomorityps haben völlig normale weibliche Puppenhüllen. Und nur bei drei Männchen stark mittlerer Intersexualität wurden minutiöse Abweichungen gefunden, die vielleicht den Beginn des Umschlags andeuten. Sie sind in Fig. 78 c, d abgebildet. Bei den höchsten Graden weiblicher Intersexualität, den Weibchenmännchen, ist die Puppenhülle praktisch männlich. Aber sie zeigt sehr häufig kleine Abnormitäten der typischen Segmentgestaltung, die man so deuten möchte, daß während der Bildung der Puppenhaut in der erwachsenen Raupe erst die Umwandlung zum Männchen eintrat. Dies stimmt ja auch mit vielen anderen Tatsachen überein (s. bei Gonaden).

VII. Die Flügel- und Körperfarbe.

Obwohl die Flügelfärbung der auffallendste Charakter intersexueller Tiere ist, besprechen wir sie erst zum Schluß, da hier die physiologische Situation komplizierter ist als bei anderen Organen.

Der Geschlechtsunterschied in der Flügelfärbung geht aus einer Betrachtung der Fig. 1—4, Taf. 1, diese Zeitschr. Bd. 7 hervor. Sie zeigen, daß beide Geschlechter eine im wesentlichen gleiche Grundzeichnung besitzen, bestehend aus den Zickzackbinden, den zwischen den Adern gelegenen Pigmentflecken des hinteren Flügelrands und dem V-förmigen Mittelfleck mit dem weiter nach innen gelegenen Punkt. Intensität der Färbung dieser Teile wie das Maß ihrer Ausbildung variiert bei verschiedenen Rassen und ist auch starker Fluktuation unterworfen. Zwischen dieser Zeichnung ist aber die Grundfarbe der Weibchen weiß (bei manchen Rassen auch creme, grau, rosa), die der Männchen jedoch pigmentiert, und zwar in allen möglichen Farbennuancen bei verschiedenen Rassen. Die verschiedenen Farben werden dabei einmal erzeugt durch die Intensität des Pigments und sodann durch die verschiedenartige Beimischung weißer Schuppen zu den pigmentierten.

Was die genetische Grundlage dieser Zeichnung betrifft, so können wir natürlich nur soweit informiert sein, als Mutationen in ihrem Bereich erlauben. Wir besitzen bis jetzt nur eine solche Mutation, bei der alle Zickzackbinden außer der äußersten ausgefallen sind. Der V-förmige Fleck und sein Punkt ist aber vorhanden. Diese Mutation, die wir schon in vielen Generationen rein ziehen, läßt aber die allgemeine Flügelfärbung der Männchen völlig unbeeinflußt. Letztere ist also genetisch von den Zickzackbinden unabhängig (das in Fig. 77 abgebildete Pärchen gehört dieser Mutation an).

Entwicklungsgeschichtlich tritt nun bekanntlich die Pigmentierung der Schmetterlingsflügel ziemlich schnell nicht lange vor dem Ausschlüpfen ein. Wenn daher bei beginnender Intersexualität der „Drehpunkt" erst spät in die Zeit der Puppenruhe fällt, so sollte der erst danach folgende Pigmentierungsprozeß den Typus des anderen Geschlechts zeigen, d. h. jedes intersexuelle Weibchen, welchen Grades auch immer, sollte männliche Flügelfarbe besitzen und jedes intersexuelle Männchen weibliche Farbe. Wir haben nun gesehen, daß dies zwar für eine Serie intersexueller Weibchen zutrifft[1]), daß aber eine andere Serie (der

[1] Mit Ausnahme der gerade beginnenden Intersexualität, was physiologisch begreiflich ist; der Drehpunkt liegt hier zu spät.

Gifutypus) eine allmähliche mosaikartige Ausbreitung männlichen Pigments auf dem weiblichen Flügel zeigt, die erst in den allerhöchsten Intersexualitätsstufen vollendet ist, und daß intersexuelle Männchen stets mit weiblichen Mosaikflecken auf männlichen Flügeln beginnen, die mehr und mehr sich ausdehnen, bis schließlich alles männliche Pigment verdrängt ist. Dies stellt uns vor ein interessantes Problem, dessen Lösung, das ist von vornherein klar, mit der Entwicklungsphysiologie der Flügelfärbung zusammenhängen muß.

Es ist nicht ganz leicht, sich ein zusammenhängendes Bild dieses Prozesses zu machen, angesichts der höchst widersprechenden Angaben der Literatur[1]). Im wesentlichen dürfte aber der Prozeß der folgende sein: In späten Puppenstadien hat sich der ursprüngliche blutgefüllte Sack in ein Flügelchen verwandelt, dessen Hohlraum durch Verklebung der Zwischenfläche auf die Adern beschränkt ist, die Blut, Tracheen und Nerv einschließen. Dann bilden sich durch das wohlbekannte Auswachsen der Epithelzellen und Chitinausscheidung die Schuppen aus, die zunächst noch mit dem Plasma der Bildungszellen gefüllt sind. Schuppen, die weiß werden, füllen sich nun mit Luft, während sich die Bildungszelle aus der Schuppe zurückzieht. Die Bildung des Pigments gefärbter Schuppen wird aber nahezu in jeder Darstellung anders beschrieben. Die Einzelheiten sind aber für unsere Zwecke gleichgültig: die feststehende Haupttatsache ist die, daß nunmehr die Bildungsstoffe der Pigmente aus der Haemolymphe in die hohlen Schuppen hinein abgelagert werden, wo sie dann zu Pigmenten werden.

Welches sind nun diese Pigmentbildungsstoffe? Es kann als sicher angenommen werden, daß wenigstens drei Gruppen in verschiedenen Fällen in Betracht kommen: Weiße und gelbe Pigmente können Purinderivate sein, gelbe, rote und grüne Pigmente können dem Chlorophyll entstammen; und die braunen und schwarzen Pigmente sind Melanine, entstanden durch die Oxydation von Chromogenen (verschiedenartigen Eiweißspaltprodukten) mit Hilfe von Oxydasen.

Was schließlich das Auftreten der Pigmente im Flügelchen betrifft, so erscheinen die verschiedenen Zeichnungselemente meist in bestimmter Reihenfolge nacheinander. Eine solche allgemeine Grundfärbung jedoch, wie im männlichen Flügel von dispar, tritt zuletzt auf, und zwar von den Flügeladern ausgehend und sich von da über den Flügel verbreitend.

[1]. s. W. Biedermanns vortreffliche Monographie in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie.

Und nun betrachten wir einmal die intersexuellen Männchen der Tafeln III—V und versuchen, uns ein Bild ihres Verhaltens zu machen. Da ist beim Vergleich von Individuen gleicher Intersexualitätsstufe das erste, was uns auffällt, die vollständige Unregelmäßigkeit des Auftretens der weißen Mosaikflecke. Bei den niedersten Intersexualitätsstufen kann der kleine, weiße Fleck sich irgendwo auf einem der 4 Flügel Vorder- oder Hinterseite befinden (s. Fig. 38—50). Bei den nächst höheren Stufen, wenn die weißen Flächen bereits größer geworden sind, können sie auf einem oder beiden Vorder- oder Hinterflügeln liegen, auf den beiden Flügeln einer Körperhälfte oder auf allen 4 Flügeln, wobei wieder die Verteilung im einzelnen völlig verschieden ist (Fig. 51—80). Bei den noch höheren Stufen sind dann zwar alle 4 Flügel betroffen, aber ohne jegliche Symmetrie und wenn schließlich einzelne Flügel ganz weiß werden, so ist dies auch ganz ungeregelt, außer daß die kleineren Hinterflügel häufiger vorauseilen (Fig. 84, 89, 95, 96).

Wenn man diese verschiedenen Stufen nun aufmerksam betrachtet, so treten zwei Tatsachen klar hervor. Die erste ist, daß nicht die Anordnung der weiblich und männlich gefärbten Teile die Intersexualitätsstufen charakterisiert, sondern die quantitative Relation beider. In anderen Worten: einer bestimmten Intersexualitätsstufe steht ein bestimmtes Quantum Flügelgrundpigment zur Verfügung, das sich über den Flügel verteilt, wie es der Zufall (im Rahmen des physiologischen Verteilungsmechanismus) ergibt. An den Stellen aber, die kein Pigment mehr erhalten haben, füllen sich die Schuppen mit Luft, sind somit weiblich. Die zweite Tatsache, die eine Betrachtung der betreffenden Stücke zeigt, ist die: Die Pigmentierung geht von der Flügelbasis aus und fließt von da in Strömen, die dem Verlauf der Adern folgen, über den Flügel weg. Und der Zufall (vielleicht richtiger die Blutdruck- und Widerstandsverhältnisse im Augenblick des Pigmentaustritts) verteilt die Ströme in jener unregelmäßigen Weise über den Flügel. In Fig. 79 haben wir eine Anzahl Photos solcher Flügel mit Einzeichnung der Adern zusammengestellt. Wir glauben, daß man an ihnen das Ausströmen des Pigments geradezu zu sehen meint. Besonders wenn man die schwach intersexuellen Flügel, in denen der Strom nur ein paar schmale Streifen zwischen den Strombahnen ausläßt (s. auch Taf. III, Fig. 46, 47, 53) vergleicht mit den stark intersexuellen Flügeln, in denen nur an einigen Adern entlang etwas Pigment ausgeflossen ist (s. auch Taf. V, Fig. 93—96), wird diese Vorstellung klar.

Fig. 79.

Serie intersexueller Männchen verschiedenen Grades mit eingezeichneten Hauptflügeladern zur Demonstration der Beziehungen des Pigmentstroms zum Aderverlauf.

Wie ist dies nun aber physiologisch zu erklären? Wir lassen die Frage gänzlich beiseite, ob das Pigment als solches in die Schuppen abgelagert wird, oder erst an Ort und Stelle aus dem Chromogen oxydiert wird. Oxydase und Sauerstoff sind nach allem, was wir wissen, überall genügend vorhanden, so daß diese Einzelfrage für uns gleichgültig ist. Wie steht es nun mit dem Chromogen? Wir wissen, daß das Chromogen ein Stoffwechselprodukt ist, entstanden durch Eiweißabbau, z. B. Tyrosin. Wir wissen, daß solche Produkte mit dem Blut an ihre Ablagerungsstellen im Körper geführt werden. Wir wissen, daß beim Schwammspinner der männliche und weibliche Stoffwechel chemisch verschieden ist, wie u. a. bekanntlich daraus hervorgeht, daß das Blut beider ganz verschiedene Chlorophyllumwandlungsprodukte enthält. Wir wissen, daß mit dem Beginn der Intersexualität (dem Drehpunkt) auch der geschlechtliche Stoffwechsel umschlägt; denn wir sehen, daß die Phagocytose ebenso einsetzt, wie bei dem plötzlichen Umschlag des Stoffwechseltyps zur Zeit der Metamorphose; und ferner, daß Speicherung und Verbrauch der Reservestoffe ebenfalls den Typ des anderen Geschlechts annehmen. Nun gehört es zu dem Typ des männlichen Stoffwechsels, daß die Chromogene, die zum Grundpigment oxydiert werden, zur Zeit der Flügelfärbung in der nötigen Quantität vorhanden sind; sie sind also in der Puppe (wenn nicht schon in der Raupe) durch Eiweißspaltung bereitgestellt worden. Wenn daher in einer männlichen Puppe der Drehpunkt kommt, d. h. der männliche Stoffwechsel aufhört und der weibliche beginnt, so hört diese spezifische Chromogenproduktion auf; somit ist die Quantität eine ungenügende und wenn mit dem Blutstrom das Chromogen in die Flügeladern gepreßt wird (Blutdruckverhältnisse sind ja sehr bedeutsam in der Flügelentwicklung), und von dort in die Schuppen gelangt, so ist die Quantität nicht genügend, den ganzen Flügel zu decken und es kommt eben dahin, wohin es durch die Anordnung der Adern und die Widerstandsverhältnisse geführt wird. Die Quantität des Pigments auf dem intersexuellen Flügel ist somit ein Ausdruck der früheren oder späteren Lage des Drehpunkts, oder, anders ausgedrückt, eine Funktion der Zeit, die dem Individuum für die Chromogen liefernden Spaltungsprozesse vom männlichen Typ zur Verfügung standen. So zeigt also die entwicklungsphysiologische Analyse, daß das merkwürdige Scheinmosaik der Flügelfärbung ebenfalls ein Ausdruck des Zeitgesetzes der Intersexualität ist.

Eine kleine Tatsache sollte noch erwähnt werden, die eine schöne Illustration zu dem vorhergehenden liefert. Die Abbildungen zeigen, daß die pigmentierten Stellen der intersexuellen Männchen ebenso intensiv pigmentiert sind als normalerweise. Das Chromogen wurde also nicht entsprechend seiner geringeren Quantität in dünnerer Schicht verteilt, sondern jede Schuppe erhielt ihre richtige Quantität oder gar nichts. In sehr seltenen Ausnahmefällen kommt es aber vor, daß bei einem solchen Individuum ein zusammenhängendes Stück Flügelfläche vollständig, aber schwach pigmentiert ist. In diesem Fall hatte sich also ausnahmsweise die gegebene Chromogenquantität über eine größere Fläche verteilt, als sie normalerweise sollte.

Obwohl wir nicht glauben, daß sich wesentliche Einwände gegen die vorhergehende Interpretation des Phänomens erheben lassen, wollen wir doch noch auf zwei alternative Erklärungsweisen hinweisen. Wir könnten einmal in der gesamten Argumentation Chromogen durch Oxydase ersetzen. Die Situation wäre also dann die, daß stets genügend Chromogen vorhanden ist, daß aber das Quantum der Oxydase in analoger Weise eine Funktion der zeitlichen Lage des Drehpunkts ist. Es wäre dann also alles identisch, außer daß das, was aus den Adern austritt, ein bestimmtes Quantum Oxydase ist, das, da die zur Verfügung stehende Zeit konstant ist, je nach seiner Quantität eine bestimmte Menge Chromogen oxydiert. Es ließe sich auch manches zugunsten dieser Interpretation, die wir selbst in einer früheren Publikation vertraten, anführen, z. B. daß der Oxydasegehalt des Bluts männlicher Schwammspinnerpuppen wahrscheinlich größer ist als der weiblicher (schnellere Schwärzung nach Geyer). Wir möchten aber doch der obigen Interpretation den Vorzug geben, da es uns wahrscheinlicher erscheint, daß verschiedene Oxydasequanten verschieden hohe Oxydationsstufen des gesamten Chromogens bedingen würden. Es braucht wohl nicht hervorgehoben zu werden, daß für die Theorie der Intersexualität die beiden Alternativen das gleiche besagen.

Aber noch eine zweite Alternative muß erwähnt werden. Das Flügelmuster eines Schmetterlings ist nicht nur von Quantität und Qualität der Pigmente abhängig, sondern auch von Strukturverhältnissen, die die Lokalisation des Pigments an bestimmten Stellen bedingen[1]. Wir wollen von Austrittsstellen des Pigments reden, obwohl dies nicht

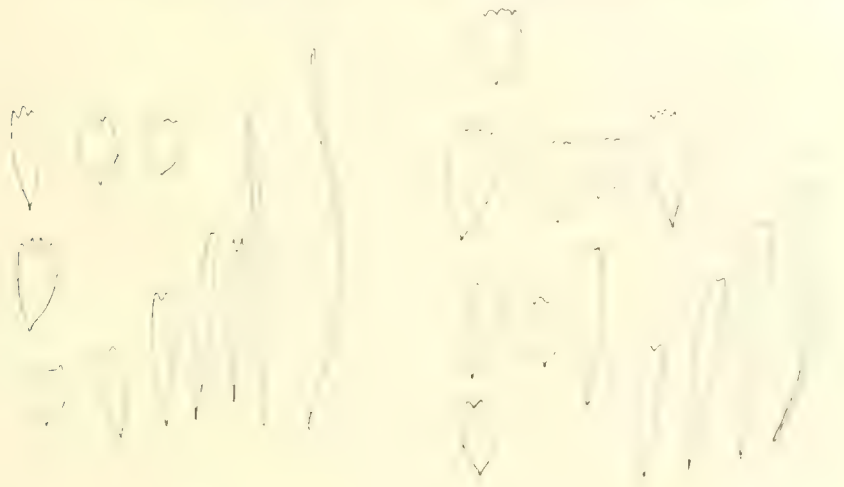
[1] S. dazu unsere gleichzeitig im Arch. f. Entwicklungsmech. im Druck befindliche Arbeit über die Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels.

wörtlich im physiologischen Sinn gemeint ist. In Fällen nun, in denen das ganze Flügelmuster der Geschlechter verschieden ist (etwa bei gewissen „mimetischen" Formen), müssen also auch die Austrittsstellen geschlechtlich verschieden sein. Es könnte nun sehr wohl möglich sein, daß auch beim Schwammspinner solche Austrittsstellen für das Grundpigment, was sie auch immer seien, im männlichen Geschlecht vorhanden sind, im weiblichen fehlen. Wenn ihre Ausbildung ein allmählich verlaufender Entwicklungsprozeß ist, so könnte er natürlich bei Intersexualität in verschiedenem Maß vorzeitig zu Ende gebracht werden (bei weiblicher Intersexualität umgekehrt eingeleitet werden) und auf diese Weise würde zur Zeit der Pigmentierung nur einer progressiv verminderten Pigmentquantität der Austritt möglich sein. Wir wüßten aber nichts Positives zugunsten solcher Interpretation anzuführen. Es braucht wohl kaum versichert werden, daß die nötigen exakten Untersuchungen zur Entscheidung dieses Problems, die durch die Zeitumstände verhindert wurden, so bald als möglich nachgetragen werden sollen.

Wir haben bisher nur von den intersexuellen Männchen gesprochen. Wir können uns wohl die analogen Ausführungen für die intersexuellen Weibchen vom Gifutyp ersparen. Ein Blick auf die Abbildungen der Taf. II zeigt, daß wir einfach den spiegelbildlichen Vorgang haben, das progressive Zunehmen bestimmter Quantitäten Pigment nach genau den gleichen Gesetzen.

Und nun erhebt sich die schwierige Frage: Was bedeutet das Vorhandensein der beiden Typen weiblicher und nur eines Typs männlicher Intersexualität? Wir wollen gleich gestehen, daß wir bis jetzt keine befriedigende Antwort auf die Frage besitzen. Wohl können wir verstehen, daß der männliche Intersexualitätstypus vom weiblichen verschieden ist, wenn wir, wie vorher ausgeführt, annehmen, daß die Stoffwechselvorgänge, die schließlich zur allgemeinen Pigmentierung des männlichen Flügels führen, schon mehr oder minder lange im Gang sind, wenn der Drehpunkt im Männchen erfolgt, so daß zwar eine quantitativ verminderte, aber doch typische Pigmentbildung erfolgt. Warum aber bei der durch die Rasse Gifu I hervorgerufenen Intersexualität der weibliche Flügel sich anders verhält als sonst, ist eine sehr schwierige Frage. Bei Betrachtung dieser Weibchen fällt auf, daß sehr häufig die dunklere Pigmentierung, mit der die Intersexualität beginnt, nicht von den Adern, sondern von den Zickzackbinden ausgeht. Wir vermuten, daß von dieser Tatsache aus sich vielleicht einmal eine Erklärung finden lassen wird, die bisher noch völlig fehlt.

Eine andere aufklärungsbedürftige Frage ist es, warum bei intersexuellen Weibchen aller Stufen weiße „Spritzer" auf den männlich gefärbten Flügeln vorkommen können. Ein ganz extremer Fall ist in dem Weibchenmännchen Taf. II, Fig. 36 abgebildet. Auch hier muß eine entwicklungsphysiologische Erscheinung vorliegen, deren Erkenntnis uns bis jetzt noch nicht gelang. Nur eines können wir mit einiger Sicherheit sagen, nämlich, daß der Färbungstypus der intersexuellen weiblichen Flügel nichts mit dem eigentlichen Intersexualitätsproblem zu tun hat, sondern ein Problem somatischer Vererbung darstellt. Daß



a b

Fig. 80. Schuppen von der Mittelzelle des Vorderflügels. a beim Weibchen, b beim Männchen.

dem so ist, zeigt ein Blick auf Taf. XI, deren Bedeutung später bei dem Kapitel über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere besprochen wird.

Wir können das Problem der Flügelfärbung nicht verlassen, ohne ein paar Worte über die Beschuppung zuzufügen. Die Schuppenform ist in beiden Geschleehtern sehr variabel und ebenso die Verteilung der Typen auf der Oberfläche des Flügels. Fig. 80 gibt einige Typen von beiden Geschlechtern wieder. Der einzige Geschlechtsunterschied, den man mit Sicherheit feststellen und als Merkmal benutzen kann, ist, daß beim Weibchen die breiten Grundschuppen von langen, dünnen Deckschuppen überragt werden, was beim Männchen nicht oder nur an wenigen Stellen des Flügels der Fall ist. Fig. 80 illustriert diese Diffe-

renz. Bei intersexuellen Weibchen der Hauptreihe sind diese Verhältnisse praktisch männlich. Bei den gefleckten Typen männlicher und weiblicher Intersexualität tragen die dunkeln Stellen männliche und die weißen Stellen, wenigstens bis zu einem gewissen Maß, weibliche Beschuppung, wie die Fig. 81 zeigt. Das erscheint nun auf den ersten Blick erstaunlich und legt die Idee eines geschlechtlichen Mosaiks, für die sonst jeder Anhaltspunkt fehlt, nahe. Die Schwierigkeit wird aber vielleicht durch Federleys[1]) Untersuchungen geklärt. Er zeigte, daß eine gewisse Beziehung zwischen Form der Schuppen und Pigmentierung besteht, und nimmt direkt an, daß der Druck der Haemolymphe bei dem Pigmentierungsvorgang in gewissem Maß die Schuppenform bestimmt; übrigens ist die Schuppenform auch in sehr hohem Maß von den äußeren Bedingungen beeinflußbar. So können gerade die langen weiblichen Schuppen in Temperaturexperimenten gänzlich zum Verschwinden gebracht werden (Federley). So dürfte die scheinbare Mosaikbildung wohl auf besondere entwicklungsmechanische Verhältnisse zurückzuführen sein.

Fig. 81.
Beschuppung eines weißen Flecks auf dem Flügel eines intersexuellen Männchens.

Schließlich noch ein Wort über die Farbe der Körperbehaarung intersexueller Tiere. Bei dem weiblichen Haupttypus ist sie ebenso wie die Flügelfarbe von Anfang an männlich. Wenn ein dunkler Rückenstreif zum Charakter der Männchen der betreffenden Kombination gehört, so zeigen ihn auch die intersexuellen Weibchen. Bei der Mosaikform der intersexuellen Zeichnung folgt der Körper aber auch dem Verhalten der Flügel mit dem Erscheinen weißer Haarbüsche am braunen Leib oder umgekehrt. Diese Fälle zeigen eben, daß Körper- und Flügelfarbe korreliert sind, einem einheitlichen physiologischen Prozeß ihre Entstehung verdanken.

[1] Federley, H. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschr. Palmén. Helsingfors, 1907.

VIII. Zusammenfassendes.

Eine aufmerksame Verfolgung der vorher besprochenen Tatsachen stellt es wohl völlig sicher, daß die Intersexualität entwicklungsphysiologisch vollständig erklärt wird durch das, was wir das Zeitgesetz der Intersexualität nannten: Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem gewissen Zeitpunkt als Weibchen (resp. Männchen) entwickelt hat und von diesem Drehpunkt an seine Entwicklung als Männchen (resp. Weibchen) vollendet. Das ansteigende Maß der Intersexualität ist ein Ausdruck der fortschreitenden Rückverlegung des Drehpunkts. Es dürfte angebracht sein, dieses Gesetz nun nochmals durch eine Zusammenstellung zu illustrieren, die zeigt, daß die Betrachtung aller Organe zu übereinstimmender Diagnose in bezug auf die zeitliche Lage des Drehpunktes führt. Die folgende Tabelle (s. Seite 180) faßt diese Daten für die großen Intersexualitätsgruppen zusammen.

Es braucht dem wohl kaum zugefügt zu werden, daß ebenso wie der Gesamttypus innerhalb einer Gruppe einer gewissen Fluktuation unterworfen ist, so auch die Korrelation des Typus der einzelnen Organe, ohne daß sie je über die Grenzen einer zu erwartenden Fluktuation hinausgeht. Wir haben früher schon gesehen, daß außerdem eine gewisse Verschiebung zwischen den Organen der rechten und linken Körperhälfte vorkommt. Dem Embryologen ist dergleichen auch von normalen Entwicklungsvorgängen bekannt und besonders bei Insekten ist öfters darauf hingewiesen worden.

8. Vergleich der genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen.

Nunmehr sind wir soweit, daß wir die genetischen und entwicklungsphysiologischen Tatsachen zusammenbringen können. Die genetische Analyse hatte uns gezeigt, daß bei der Determination des Geschlechts weibliche wie männliche Geschlechtsfaktoren im Spiel sind; daß ferner beiden eine gewisse Quantität der Aktivität zukommt, die wir Valenz nannten; daß schließlich das Endresultat in bezug auf das Geschlecht bestimmt wird durch die quantitative Relation der beiden Valenzen. Wir hatten dieses Resultat graphisch so dargestellt, daß wir die Valenzen uns als meßbare Quanten dachten und die Differenzen zwischen den männlichen und weiblichen Valenzen als Ausdruck für das Maß der

	Typus	Lage des Drehpunktes auf Grund des Verhaltens von: Antennen	Flügelform	Abdomen	Gonade	Kopulationsorgan	Puppenhülle
Weibliche Intersexualität	beginnend	Ende der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	schwach	2. Hälfte der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	2. Hälfte der Puppenruhe	2. Hälfte der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	mittel	1. Hälfte der Puppenruhe	Nach Verpuppung	Nach Verpuppung	1. Hälfte der Puppenruhe	1. Hälfte der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	Aomorityp	+ — Zeit der Verpuppung	Nach Verpuppung	Zeit oder nach Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	Nach Bildung der Puppenhaut
	stark	Vor Verpuppung	Vor Verpuppung	Vor Verpuppung	Vor Verpuppung	Vor Verpuppung	?
	höchstgradig	Vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	+ — Zeit der 4. Raupenhäutung	Beträchtlich vor Verpuppung	Teils z. Zt., teils vor Bildung der Puppenhaut
	Geschlechtsumkehr	Vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Vor der Raupenperiode	Beträchtlich vor Verpuppung	Vor Bildung der Puppenhaut
Männliche Intersexualität	beginnend	Nach 1. Drittel der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	schwach	Nach 1. Drittel der Puppenruhe	2. Hälfte der Puppenruhe	Ende der Puppenruhe	Während der Puppenruhe	Während der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	mittel	Im 1. Drittel der Puppenruhe	+ — Zeit der Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	+ — Zeit der Verpuppung	Spätestens Beginn der Puppenruhe	Nach Bildung der Puppenhaut
	stark	?	?	?	?	?	?
	Geschlechtsumkehr	Vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	Beträchtlich vor Verpuppung	?	?	Vor Bildung der Puppenhaut

Intersexualität benutzten. In folgender Fig. 82 ist das auf S. 67 erklärte Schema nochmals reproduziert. Die entwicklungsphysiologische Analyse gibt nun diesem Schema einen sehr konkreten Inhalt. Denn sie zeigte uns, daß das Maß der Intersexualität ein Ausdruck ist für die zeitliche Lage des sogenannten Drehpunktes. Die Situation ist somit jetzt die:

1. Intersexualität kommt zustande, wenn an einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung, dem Drehpunkt, eine Reaktion stattfindet, die wir die Umschlagsreaktion nennen können, die in ihrem physiologischen Effekt darin besteht, daß sie die alternativen Differenzierungs-

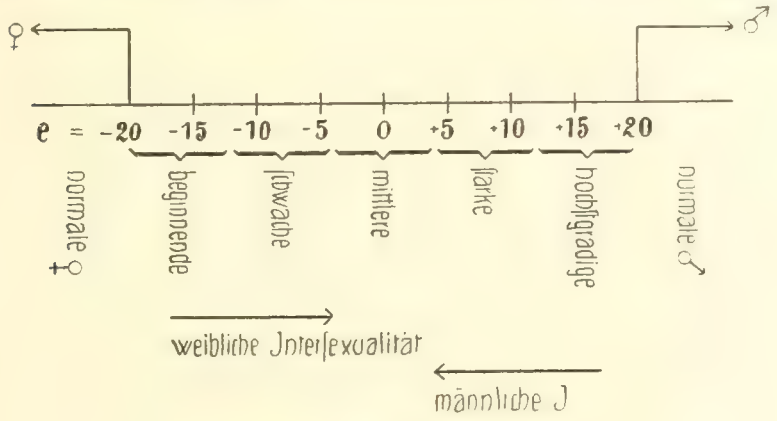


Fig. 82.

vorgänge zwingt, im Zeichen des andern Geschlechts zu verlaufen. Die weibliche Differenzierung springt in die männliche um oder umgekehrt.

2. Der Zeitpunkt des Einsetzens der Umschlagsreaktion ist maßgebend für das Maß der Intersexualität; je früher er liegt, umso höher der Grad der Intersexualität.

3. Das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung ist genetisch bedingt durch erbliche Eigenschaften der zur Kreuzung benutzten Rassen.

4. Die dabei in Betracht kommenden Erbfaktoren der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden sich voneinander in ihrer Valenz, d. h. Quantität.

5. Intersexualität wird genetisch produziert, wenn die Faktoren der männlichen und weiblichen Differenzierung quantitativ nicht richtig aufeinander abgestimmt sind.

6. Das Maß der Intersexualität ist genau proportional der Höhe dieser quantitativen Unstimmigkeit. Daraus aber folgt logischerweise:

a) Das normale Geschlecht wird dadurch bedingt, daß die gesamten Differenzierungsprozesse im Zeichen des physiologischen Einflusses verlaufen, der von dem oder den Faktoren des betreffenden Geschlechts hervorgerufen wird.

b) Da normalerweise in verschiedenen Individuen entweder der männliche oder der weibliche Differenzierungseinfluß herrschend ist, bei Intersexualität aber beide Einflüsse im selben Individuum aufeinander folgen können, so besteht der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus darin, dem einen Einfluß die Oberhand zu geben.

c) Da Intersexualität durch das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Differenzierung bedingt ist, und dies Ereignis durch abnorme quantitative Verhältnisse der Faktorenkombination herbeigeführt wird, so muß normalerweise die den differenzierungsbeherrschenden physiologischen Zustand hervorbringende Reaktion für das aktuelle Geschlecht schneller verlaufen als für das nicht erscheinende Geschlecht. Weibliche Intersexualität kommt somit zustande, wenn die neben der beherrschenden weiblichen Reaktion verlaufende männliche Reaktion schneller verläuft, als sie normalerweise sollte und noch während der Entwicklung die Oberhand gewinnt. (Umgekehrt bei männlicher Intersexualität.) Je schneller sie verläuft, je früher der Drehpunkt, je höher die Intersexualität.

d) Es sind somit koordiniert Quantität der Erbfaktoren und Geschwindigkeit einer Reaktion.

Welches ist nun die die Differenzierung beeinflussende Reaktion? Darauf kann unsere Untersuchung keine Antwort geben, wir müssen sie vielmehr aus Analogien ableiten. Und da kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die einzige bekannte physiologische Aktivität, die hierher paßt, die Hormonenwirkung ist. Hormone der Geschlechtsdrüse sind bekanntlich imstande, das Wesen der geschlechtlichen Differenzierung zu ändern, Hormone der Schilddrüse zwingen die Kaulquappe irgendwelchen Alters zu metamorphosieren. Wir behaupten somit, daß die von den Geschlechtsfaktoren bedingte, mit bestimmter Geschwindigkeit verlaufende Reaktion die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung ist. Im Weibchen verläuft die Produktion der weiblichen Hormone schneller als die der männlichen, umgekehrt im Männchen und die in größerer Quantität vorhandenen Hormone beherrschen die Differenzierung. Normalerweise werden somit die Hormone des

anderen Geschlechts so langsam produziert, daß sie eine entscheidende Quantität erst nach Abschluß der Entwicklung erreicht haben würden. Wird diese Reaktion aber durch das Vorhandensein der höheren Quantität Erbfaktor beschleunigt, so fällt der Zeitpunkt, an dem diese Hormone das quantitative Übergewicht bekommen, noch in die Zeit der Entwicklung; das ist der Drehpunkt. Die Umschlagsreaktion ist also der Eintritt des Übergewichts der Hormone des entgegengesetzten Geschlechts.

Wenn nun die Erbfaktoren des Geschlechts Dinge sind, die mit einer Reaktion zusammenhängen (nämlich der Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung), welche mit einer Geschwindigkeit verläuft, die der absoluten Quantität jener Faktoren proportional ist, so besagt das, daß die Erbfaktoren Dinge sind, die dem Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeit folgen. Nun müssen wir aber annehmen, daß Substanzen-Faktoren, die in Chromosomen oder nur im Spermatozoon übertragen werden, ein außerordentlich geringes Volum einnehmen, das in keinem Verhältnis zum Maß des Effektes steht, den sie bedingen. Und so ist es wohl das nächstliegende, zu schließen, daß sie Enzyme oder Stoffe von gleicher chemischer Ordnung wie die Enzyme sind, Stoffe, die eine spezifische Reaktion proportional ihrer Quantität beschleunigen.

Somit ist also die letzte Lösung des Problems der Intersexualität, zu der wir vordringen konnten, die: Jedes befruchtete Ei besitzt normalerweise die beiderlei Erbfaktoren, deren Aktivität für die Differenzierung des einen oder anderen Geschlechts erforderlich ist. Diese Geschlechtsfaktoren sind Enzyme oder Körper von ähnlichem physikalisch-chemischem Charakter. Jedes dieser Enzyme, das der männlichen wie das der weiblichen Differenzierung ist notwendig für die Ausführung (Beschleunigung) einer Reaktion, deren Produkt die spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung sind. Bei Formen mit weiblicher Heterozygotie, wie es der Schwammspinner ist, wird das weibliche Enzym, wie wir kurz sagen wollen, rein mütterlich vererbt[1]). Ob dies nun plasmatische Vererbung oder solche im Y-Chromosom ist, jedenfalls ist jedes Ei identisch in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor oder seine Produkte. Das männliche Enzym ist der nach dem bekannten

[1]) Siehe spätere Erörterungen.

Heterozygotie-Homozygotie-Schema mit dem X-Chromosom der Hälfte der Eier aber allen Spermatozoen überlieferte Geschlechtsfaktor. Absolute wie relative Quantität der beiden Enzyme ist ein festgelegter Erbcharakter einer Rasse. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung, der darin besteht, daß die zu Männchen bestimmten Eier zwei X-Chromosomen, zwei Faktoren M, zwei Dosen männliches Enzym erhalten, die zu Weibchen bestimmten Eier aber nur eines, einen, eine, ist somit ein Mechanismus, der dafür sorgt, daß zu Anfang der Entwicklung einer bestimmten stets gleichen Quantität weiblichen Enzyms entweder n oder 2n Maßeinheiten des männlichen Enzyms gegenüberstehen. Diese Quanten sind nun so dosiert, daß die Quantität q des weiblichen Enzyms größer ist als n des männlichen: die Produktion der Hormone der weiblichen Differenzierung eilt somit bei dieser Kombination voraus, die Entwicklung ist weiblich. Umgekehrt ergeben 2n des männlichen Enzyms eine höhere Konzentration als q des weiblichen, die Hormone der männlichen Differenzierung werden schneller produziert und ein Männchen entwickelt sich bei dieser Kombination. Der X-Chromosomen (Heterozygotie-Homozygotie)-Mechanismus erweist sich somit als eine ideale Methode des Ausgleichs der Relation zweier nebeneinander ablaufenden und konkurrierenden Reaktionsgeschwindigkeiten.

Da das Entscheidende die Relation zweier Quantitäten ist, so können die absoluten Quantitäten sehr verschieden sein, solange nur die richtige Relation gewahrt ist und solange die resultierenden Reaktionsgeschwindigkeiten in Harmonie sind mit den Zeitverhältnissen der Entwicklung. In der Tat erweisen sich verschiedene Rassen verschieden in bezug auf die absoluten Quanten der Enzyme. Werden aber solche Rassen gekreuzt, so wird die notwendige quantitative Relation gestört und das männliche Enzym kann relativ zu konzentriert sein für das weibliche Quantum, selbst im 1n-Zustand. Oder umgekehrt mag das weibliche Enzym zu konzentriert sein im Verhältnis zum männlichen, selbst im 2n-Zustand. Und dann werden die Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell gebildet, ihre wirksame Quantität wird noch innerhalb der Entwicklungsperiode erreicht. Intersexualität tritt ein.

Wir glauben, daß damit in der Tat das Problem im Prinzip gelöst ist, verhehlen uns aber nicht, daß damit noch nicht alle Einzelheiten klar sind. Gerade die Punkte, an denen Schwierigkeiten bestehen, sind aber solche, die an unserem Objekt nicht experimentell gelöst werden können. Es sind nämlich die über die Hormonenwirkung zu bildenden Detailvorstellungen, wie wir gleich sehen werden. Der Grund ist der, daß wir ein Objekt vor uns haben, an dem keine lokalisierte Hormonenproduktion existiert. Es ist bekannt, daß hier keinerlei Hormonenproduktion seitens der Geschlechtsdrüse stattfindet, und wir müssen also annehmen, daß die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung innerhalb jeder Zelle vor sich geht. Daß dem so ist, wird ja auch auf das schönste durch die kleinen Schwankungen der zeitlichen Vorgänge in den beiden Körperhälften wie auch innerhalb der verschiedenen Organe bewiesen. Diese Besonderheit der Insekten hat uns zweifellos die bisherige Analyse ermöglicht. Aber sie schließt weitere Versuche über die Hormone selbst wohl aus: in bezug auf ihre Wirkung sind wir daher auf Analogieschlüsse aus experimentell zugänglichen Objekten oder auf Spekulationen angewiesen.

Aber einen Schritt können wir noch weiter gehen, wenn wir versuchen, uns den Ablauf des ganzen Phänomens in einer Kurve klar zu machen. Wenn es auch übereilt wäre, an eine solche Betrachtungsweise physikalisch-chemische Spekulationen zu knüpfen, so zeigen sie doch einen Weg, auf dem sich vielleicht später einmal weiterschreiten läßt.

Als wir die mendelistisch-formale Analyse des Phänomens durchführten, zeigte es sich, daß die Annahme unmöglich ist, daß das einfache Überwiegen der Valenz der männlichen Faktoren über die weiblichen (oder umgekehrt) zur Erklärung ausreicht. Sie würde Geschlechtsumkehr erklären, aber nicht die verschiedenen Stufen der Intersexualität. Wir mußten deshalb das epistatische Minimum einführen, die Annahme, daß ein quantitativ bestimmter Minimalüberschuß der einen Quantität über die andere nötig ist, um über das Geschlecht zu entscheiden. Wenn wir diese symbolische Sprache nun in reale übersetzen, so heißt es, daß die höhere Ausgangskonzentration eines der beiden Enzyme nicht definitiv zu seinen Gunsten entscheidet, sondern daß ein Minimum dieser Differenz nötig ist, um die völlige Entscheidung — beide Geschlechter — herbeizuführen und daß zwischen den beiden Minimen für vF—vM und vM—vF eine Serie von Werten dieser Differenz liegt, die die Intersexualität bedingen. Da wir nun wissen, daß Intersexualität entsteht, wenn die Quantität der Hormone einer

Art größer wird als die der anderen Art und zwar während der Entwicklung, so besagt dies, daß die Kurven für die Produktion der männlichen oder weiblichen Hormone so gestaltet sein müssen, daß sie im Normalfall sich nicht während der Differenzierungszeit schneiden, daß aber die gleiche Art von Kurven bei Änderung einer Variabeln, nämlich der Ausgangskonzentration, sich proportional (oder umgekehrt proportional) dem Wert der

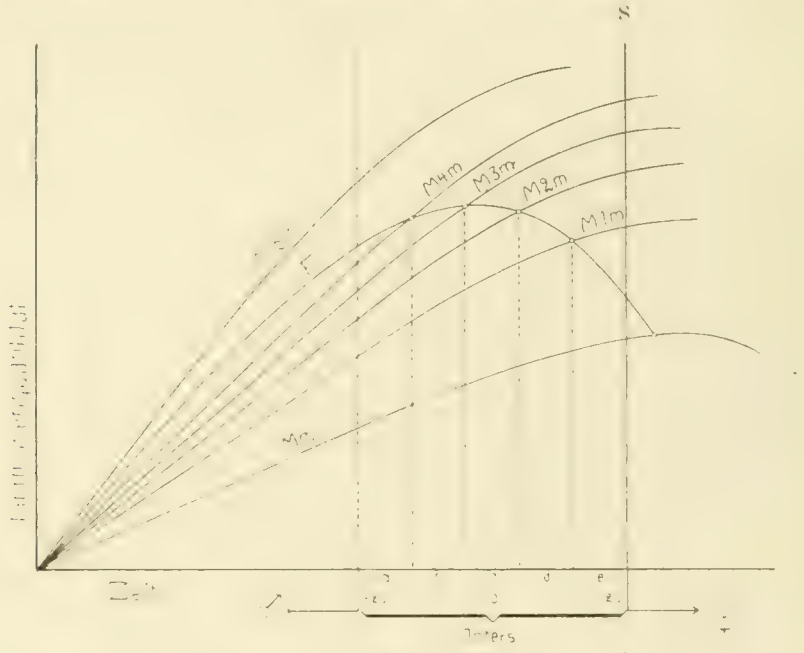


Fig. 83.

Variabeln noch während der Entwicklungszeit schneiden müssen. Die Kurven der Hormonenproduktion in den verschiedenen Intersexualitätsexperimenten könnten also so aussehen, wie Fig. 83 zeigt, wobei wir die Entwicklungszeit als konstant annehmen, was ja in Wirklichkeit nicht der Fall ist. Die betreffende Korrektur, also eine Verschiebung der Linie S—S = Ende der Differenzierung nach rechts und links kann leicht angebracht werden.

F ist die Kurve der Produktion der weiblichen Hormone, Mm die der männlichen Hormone im Normalfall, M_1m, M_2m usw. die der männlichen Hormonenproduktion bei verschiedenen Graden der weiblichen Intersexualität. Die Schnittpunkte der F- und M-Kurven bedeuten

dann den Drehpunkt. Fällen wir von ihnen aus Lote auf die Abszisse, so erhalten wir das früher so oft benutzte lineare Schema der Intersexualität. Wir empfehlen den letzteren Punkt, die geometrische Relation der beiden Darstellungsweisen, besonders aufmerksamer Betrachtung. Denn wenn man ihn durchdenkt, muß man die so notwendige Klarheit über die logischen Beziehungen zwischen der Erkenntnis des genetischen Mechanismus und der seiner physiologischen Bedeutung erhalten.

Im Prinzip müssen diese Ausführungen für die weibliche Intersexualität auch für die männliche gelten. Wenn wir etwa in vorstehendem Schema die Kurve M_4m als die Kurve für M M bezeichnen, so gibt sie das Verhalten für normale Männchen wieder und männliche Intersexualität erschiene, wenn diese Kurve näher an die Kurve F heranrückte oder schon früher ihren absteigenden Schenkel zeigte. Man könnte aus dieser Kurve denn auch eine Erklärung ablesen, warum die männliche Intersexualität des höheren Typus eine so große Variationsbreite hat und warum die höchsten Stufen männlicher Intersexualität fehlen. Wir sehen aber davon ab, auf Einzelheiten einzugehen, da wir die Analyse der männlichen Intersexualität noch nicht als abgeschlossen betrachten, und da fernerhin, wie leicht sichtbar, eine Diskussion sehr schwierig ist, solange Anhaltspunkte über die Form der involvierten Kurve fehlen. Nur auf einen Punkt sei hingewiesen. Wir hatten für gewisse Kreuzungen einen Faktor T eingeführt. Wir glauben, daß physiologisch dies ein Faktor ist, der die Entwicklungszeit verlängert und damit die Möglichkeit schafft, daß der Schnittpunkt der M- und F-Kurven in Grenzfällen noch in die Entwicklungszeit fällt (Verschiebung der Linie S—S nach rechts im Schema). Aber auch hier wollen wir mit Einzelheiten auf weiteres Material warten. Einiges kann ja jetzt schon aus den oben mitgeteilten Zeitdaten abgelesen werden.

9. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere.

In unseren ersten Publikationen über das dieser Arbeit zugrunde liegende Material glaubten wir uns ausschließlich mit der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere zu befassen und brachten dies in den genetischen Formeln zum Ausdruck. Als sich dann später zeigte, daß auch die Geschlechtsdrüsen in den Kreis intersexueller Veränderungen

einbezogen waren, erweiterten wir die betreffende Formeln durch Hinzufügung der Symbole für das Geschlecht selbst. Die Benutzung solcher Formeln schien damals vollständig gerechtfertigt angesichts der wohlbekannten Tatsache, daß bei unserm Objekt keine physiologischen Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüse und sekundären Geschlechtscharakteren bestehen. Die inzwischen durchgeführte Analyse und insbesondere die entwicklungsphysiologische Lösung des Problems haben nun erwiesen, daß jene Formulierungen unberechtigt sind, und daß Geschlecht wie sekundäre Geschlechtscharaktere zusammen nur alternative Differenzierungsmöglichkeiten des gleichen Materials unter der Einwirkung verschiedener Hormone sind; und daß der Unterschied zwischen diesem Objekt und solchen, wo die Hormonensekretion der Geschlechtsdrüse bekannt ist, darin besteht, daß hier die Hormonenproduktion nicht in einem Zentralorgan, sondern innerhalb jeder Einzelzelle erfolgt. Daraus folgt nun, daß es ein Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere gar nicht gibt. Das muß aber durch genetische Tatsachen bewiesen werden, wozu hier zum ersten Mal eine entscheidende Möglichkeit gegeben ist.

Es ist von neueren Autoren des öfteren auf den Unterschied zwischen geschlechtsgekoppelter (sex-linked) und geschlechtsbegrenzter (sex-limited) Vererbung hingewiesen worden. Da sich im deutschen Sprachgebrauch das Wort „geschlechtsgekoppelt" nicht eingeführt hat und „geschlechtsbegrenzt" statt dessen allgemein benutzt wird, so ist es besser, zu unterscheiden zwischen geschlechtsbegrenzter (gleichbedeutend dem englischen sex-linked) und geschlechtskontrollierter (gleichbedeutend dem englischen sex-limited) Vererbung. Geschlechtsbegrenzte Vererbung ist sodann die Vererbung eines somatischen Charakters in dem Geschlechtschromosom. Der Charakter hat nichts mit dem Geschlecht zu tun, außer daß er in das Räderwerk des Geschlechtsvererbungsmechanismus hineingeraten ist. Geschlechtskontrollierte Charaktere sind aber Charaktere, die entwicklungsphysiologisch zwei alternative Differenzierungsmöglichkeiten haben; das aktuelle Geschlecht aber entscheidet, welche Alternative eintritt. Nach dieser Definition gibt es also kein Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere, sondern nur ein Problem der Vererbung der genotypischen Beschaffenheit und ihrer Beeinflussung durch die Geschlechtskontrolle.

Die älteren Autoren (Darwin, Weismann) haben, ohne daß sie es so ausdrückten, wie es jetzt möglich ist, das Problem jedenfalls in

diesem Sinne betrachtet, wenn sie darauf hinwiesen, daß bei Kreuzungen jedes Geschlecht die Speziescharaktere des anderen mitvererbt. Die Entdeckung der Geschlechtshormone gab dieser Auffassung dann einen bestimmten physiologischen Inhalt. Forscher, die sich mit Objekten befaßten, bei denen die innere Sekretion der Geschlechtsdrüse eine entscheidende Rolle spielt, definierten daher auch sekundäre Geschlechtscharaktere als solche Speziescharaktere, die unter den Einfluß der Geschlechtshormonenwirkung fallen (Tandler und Grosz[1]). Dies dürfte auch im wesentlichen die Stellung der botanischen Genetiker zum Problem sein (Baur[2]). Wie schon gesagt, konnten solche Gesichtspunkte nicht ohne weiteres auf Insekten übertragen werden, angesichts des Fehlens der innersekretorischen Funktion. Allerdings fand man, wenn die Vererbung von nur in einem Geschlecht vorhandenen Charakteren studiert wurde, besonders in den Fällen des unisexuellen Polymorphismus (de Meijere, Gerould, Fryer), daß die Annahme unumgänglich ist, daß in beiden Geschlechtern die gleichen Faktorenkombinationen stattfinden, ob sie sichtbar werden oder nicht. Das hat nun zu mannigfachen Interpretationen geführt. Manche Autoren führen in die Mendelschen Formeln symbolische Inhibitoren, Koppelungen, Dominanzwechsel ein, so daß die Tatsachen symbolisch erklärt werden (Gerould, Fryer). Andere behandeln die Fälle als besondere Formen der geschlechtsbegrenzten Vererbung unter Zufügung der notwendigen Hilfsannahmen (de Meijere, Goldschmidt, Gerschler[3]), andere erklären, daß die Versuche mendelistisch erklärt sind, wenn man annimmt, daß das Geschlecht bedingt wird durch einen unabhängigen Mendelfaktor, der anwesend sein muß, damit bestimmte andere Faktoren sichtbaren Einfluß ausüben (Baur), eine Annahme, die in genetischer Sprache das das gleiche bedeutet, was Tandler physiologisch ausdrückt. Schließlich gibt es Autoren, die auf eine Erklärung des Phänomens verzichten und die Tatsachen nur benutzen, um gegen die cytologische Interpretation der Geschlechtsvererbung Sturm zu laufen (Foot und Strobell).

Die Tatsachen der Intersexualitätsversuche klären nun die Situation auch für die Insekten vollständig, und zwar ist es, wie schon gesagt, auch hier so, daß die unabhängig vererbten somatischen Charaktere von

[1]) Tandler u. Grosz, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin. 1912.

[2]) Baur, E. Einführung in die Vererbungslehre. 2. Aufl. 1914.

[3]) Zitate und Besprechung in unserem „Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.

den Hormonen der geschlechtlichen Differenzierung in eine von zwei Alternativen gezwungen werden. Der Unterschied besteht, wie mehrfach betont, nur darin, daß die Hormonenproduktion nicht in der Geschlechtsdrüse lokalisiert ist. In unserem Fall nun können wir diese Situation direkt demonstrieren und zwar in folgender Weise:

Die verschiedenen, zur Untersuchung benutzen Rassen unterscheiden sich typisch in einer Anzahl von Charakteren. Die Bastarde haben also auch, je nach der Kreuzung, eine charakteristische Beschaffenheit, und ebenso die Spaltungen weiterer Generationen. Wir können nicht auf Einzelheiten eingehen, bevor unsere Untersuchungen über die Vererbung der Rassencharaktere vorliegen, wir können aber unseren Fall auch ohne Eingehen auf Details und Zahlenverhältnisse belegen. Ein sehr charakteristisches Merkmal gewisser Rassen ist die Färbung der männlichen Flügel. Unsere Behauptung kann somit bewiesen werden, wenn wir zeigen, daß intersexuelle Weibchen, die die männliche Flügelfärbung annehmen, in deren Typus identisch sind mit den Männchen der gleichen Zucht, und wo die letzteren eine Spaltung der Zeichnungscharaktere zeigen, dieselbe Spaltung erkennen lassen. Das ist in der Tat der Fall. Taf. XI illustriert einen besonders eklatanten solchen Fall durch Zusammenstellen der Färbungstypen von Männchen und intersexuellen Weibchen der gleichen Zucht bei komplizierter, noch nicht analysierter, Spaltung.

Dies zeigt also, daß die Weibchen die gleichen Faktorenkombinationen besitzen wie die Männchen und daß ihr Effekt ohne weiteres sichtbar wird, wenn bei Intersexualität die Hormone der männlichen Differenzierung in Aktion treten. Das Analoge läßt sich nun auch für rein weibliche Eigenschaften beim Männchen zeigen. Ein typisch weibliches Rassenmerkmal ist die Farbe der Afterwolle, die von fast schwarz bis hellgelb variiert. Wenn nun Männchen intersexuell werden, so zeigen sie dieselbe Farbe der Afterwolle, wie ihre Schwestern. Einzelheiten sollen später publiziert werden. Damit kann, glauben wir, das vielbesprochene Problem der Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere als erledigt betrachtet werden. Wegen weiterer Ausführung s. das gleichzeitig gedruckte Buch.

10. Cytologisches.

In mündlichen Diskussionen unserer Befunde wurde uns immer wieder die Frage vorgelegt: Was zeigen die Chromosomen? Wer auf-

merksam die vorher geschilderten Tatsachen verfolgt hat und sich über das Wesen der Beziehung zwischen Chromosomen und Erbfaktoren klar

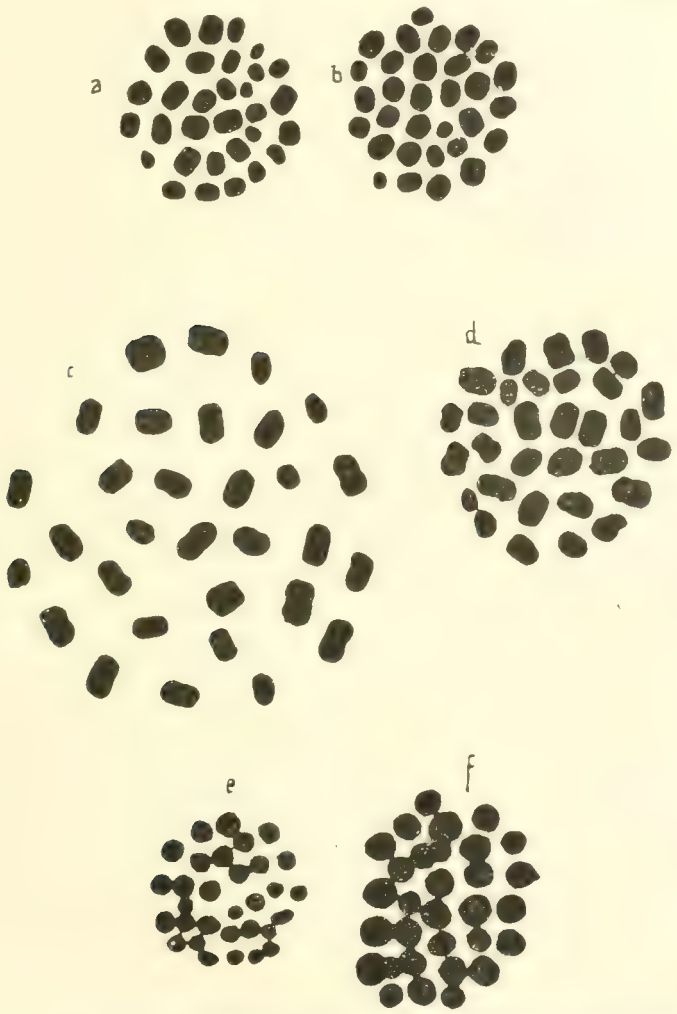


Fig. 84. a, b Äquatorialplatten der ersten Spermatocytenteilung von a *dispar*, b „*japonica*", c und d desgl. in der ersten Reifeteilung des Eis, c *japonica*, d *dispar*, e, f Spermatocytenplatte der Rasse Aomori (e) und Hokkaido (f) bei gleicher Behandlung. a—d nach Seiler, e, f nach Goldschmidt.

ist, kann keinerlei Hoffnung hegen, daß das Studium der Chromosomenverhältnisse irgend etwas zur Klärung unseres Falles beitragen könne.

Das einzige, was erwartet werden könnte, ist eine cytologische Bestätigung, daß in den Fällen von Geschlechtsumkehr die Hälfte der Individuen die Chromosomenbeschaffenheit des genetischen Geschlechts besitzen. Leider ist unser Objekt für diesen Nachweis nicht geeignet, da es bisher nicht möglich war, die XY-Gruppe von den anderen Chromosomen zu unterscheiden. Die Chromosomenzahl bei allen untersuchten Rassen beträgt n — 31, 2 n = 62. In Fig. 84 a, b sind Spermatocytenplatten abgebildet von einer europäischen und einer japanischen Rasse, in Fig. 84 c, d die Platten der ersten Reifeteilung im Ei (beide nach Seiler). Trotz der Schönheit und der absoluten Klarheit der Chromosomenverhältnisse ist es nicht möglich, festzustellen, welches das Geschlechtschromosom ist.

Eine andere Möglichkeit des Chromosomenstudiums ist, daß die Größe der Chromosomen irgend eine regelmäßige Beziehung zur Valenz der Erbfaktoren zeigen könnte, trotz sehr geringer physiologischer Wahrscheinlichkeit. Das Resultat ist absolut negativ. Die Figuren 52, 53 unserer Publikation im Journ. Exp. Zool. 1917 sind im gleichen Stadium bei gleicher Vergrößerung nach identischer technischer Behandlung aufgenommen. Sie sind hier nochmals als Skizzen in Figur 84 e, f wiedergegeben. Dort zeigt die schwächere Rasse die größeren Chromosomen, in andern Fällen ist es umgekehrt. Irgendeine allgemeine Korrelation läßt sich nicht feststellen und eine spezielle für die Geschlechtschromosomen ist ja unzugänglich. So haben wir denn auf weitere Chromosomenstudien verzichtet.

Noch ein Problem gehört hierher. Es ist eine alte Behauptung, daß die beiden Geschlechter bei Schmetterlingen aus Eiern verschiedener Größe entstehen. Cuénot hat dies längst widerlegt. Aber da in neueren Arbeiten über die Geschlechtsverhältnisse von Tauben (Riddle) der Eigröße wieder eine bedeutende Rolle zugeschrieben wird, so haben

Rasse	Größter Eidurchmesser					
	230—34	35—39	40—44	45—49	50—54	55—59
Hokkaido	2	1	2	6	**19**	4
Schneidemühl . . .	—	—	—	—	2	1
Massachusetts . . .	—	1	2	3	**17**	12
Gifu	—	—	1	8	**24**	13
Ogi	—	—	—	—	5	5
Aomori	2		2	6	**14**	4

wir ein paar orientierende Messungen an Eiern einiger Rassen ausgeführt. Die folgende Tabelle gibt die Resultate.

Nur in einem Fall, bei der Rasse Aomori, erscheint eine nicht sehr klare Andeutung von Zweigipfligkeit der Kurve. Die Tabelle zeigt weiterhin, daß gar keine Korrelation zwischen Eigröße und den verschiedenen „Valenzen" besteht. Das einzige Positive, was sie zeigt, ist, daß die kleinste Rasse Hokkaido die kleinsten Eier hat und die größte Rasse Ogi etwa die größten. Aber die kleine Rasse Schneidemühl hat ebenso große, ja größere Eier als Ogi. Das Resultat dieser orientierenden Messung ermutigte nicht, in dieser Richtung weiter zu suchen.

11. Intersexualität und somatische Mutation.

Nur mit wenigen Sätzen sei darauf hingewiesen — was nach allem Vorhergehenden selbstverständlich ist — daß Intersexualität genetisch völlig unabhängig ist von etwaigen somatischen Mutationen. Wir besitzen eine solche in dem Ausfallen der Zickzackbinden auf den Flügeln und sie erwies sich als einfaches Mendelsches Rezessiv und züchtet jetzt in 6 Generationen rein (mut. Lunata). Die reinen Rezessiven wurden zuerst 1913 erhalten aus einer F_2-Generation, die außerdem männliche Intersexualität zeigte. Der lunata-Charakter rekombinierte sich dann entsprechend und fand sich dann bei den männlichen Intersexen ebenso wie bei normalen Männchen und Weibchen. Dies blieb so in den F_3- bis F_8-Zuchten, die meist Intersexualität aufwiesen. In den Taf. zeigen die Männchen Fig. 38, 53, 61, 68, 69, 70, 75 den lunata-Charakter, ebenso beide Geschlechter der Photographie Fig. 78.

Die gleiche Tatsache kann auch illustriert werden, wenn ein heterozygotes schwach × stark mit dem starken Männchen rück-

---

in Mikrometereinheiten

60—64	65—69	70—74	75—79	80—84	85—89	90—94	95—300
4							
1	1	5	10	14	2	2	—
6		1					
1							
5	5	12	6	2			1
13							

gekreuzt wird. Es resultieren nur intersexuelle ♂, aber somatische Charaktere, wie Flügelfärbung (s. sekundäre Geschlechtscharaktere) spalten. Um mit farbigen Abbildungen zu spaaren, sei auf Taf. XI hingewiesen, die im Prinzip das gleiche illustriert, wenn auch nicht bei dieser Rückkreuzung.

12. Die biologische Bedeutung der Valenzvariation.

Es ist zweifellos höchst bemerkenswert, daß geographische Rassen einer Art, die sonst sehr nahe verwandt sind, sich in einer so absonderlichen physiologischen Eigenschaft, wie es die Valenz der Geschlechtsfaktoren ist, unterscheiden, und es liegt daher nahe, eine Erklärung hierfür zu suchen. Wir kommen in der gleichzeitig gedruckten Abhandlung über die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung ausführlich auf dies Problem zurück, das auf das engste mit dem Problem der geographischen Variation verknüpft ist, und weisen hier nur auf ein paar hauptsächliche Punkte hin. Nach dem sexuellen Verhalten können wir drei Hauptgruppen unterscheiden:

a) die schwachen Rassen von Europa und Hokkaido,

b) die schwachen Rassen von Südjapan,

c) die starken Rassen des übrigen Japan.

(Es braucht wohl nicht zugefügt zu werden, daß das zunächst nur soweit gilt, als unsere Kenntnis der Rassen reicht.)

Wenn wir diese drei Gruppen nun näher betrachten, so zeigt es sich zunächst, daß sie auch in genau der gleichen Weise bestehen, wenn wir die Unterscheidungsmerkmale der Rassen in somatischer Hinsicht studieren, wie in jener Schrift gezeigt werden wird. Was dies biologisch bedeutet, wird klar, wenn wir die Hokkaidorasse von Japan betrachten, die sich als einzige fast genau wie die schwachen europäischen Rassen verhält. Hokkaido aber hat das gleiche Klima wie Mitteleuropa. Sapporo liegt sogar auf derselben Isotherme wie Berlin. Betrachten wir nun daraufhin die beiden anderen japanischen Gruppen, so sind sie ebenfalls voneinander wie von der ersten Gruppe klimatisch verschieden. Die schwachen südjapanischen Rassen bewohnen ein subtropisches Klima mit heißem langem Sommer und mildem Winter. Die starken japanischen Rassen bewohnen jedoch Striche mit heißem langem Sommer und kaltem Winter. Mit dieser Anordnung stimmt nun auch der Lebenszyklus überein. Europäer und Hokkaido haben eine kurze Larvenzeit und lange Überwinterungsperiode, im übrigen Japan aber

nimmt erstere dauernd nach Süden zu, letztere ab. Sollte also nicht die Valenz der Geschlechtsfaktoren ein Charakter sein, der die geschlechtlichen Differenzierungsvorgänge mit dem Zeitablauf des Lebenszyklus harmonisiert? Interessante biologische und evolutionistische Probleme bieten sich hier dar, die wir in der erwähnten, in Druck befindlichen Schrift besprechen. Dort wird auch der Beweis geführt werden, daß die in diesem Abschnitt gegebenen Andeutungen das Richtige treffen, und damit ein wichtiger Schlußstein für die Lösung des Problems der Intersexualität geliefert, der selbst wieder weittragende neue Ausblicke eröffnet.

15. Schlußbemerkung.

Wir beschränkten uns in vorstehender Arbeit auf die Mitteilung der Tatsachen in kürzester Form und ihre direkte Interpretation. Es ist wohl klar, daß die Befunde bereits jetzt weitgehende Perspektiven in bezug auf das Geschlechtsproblem als solches als auch auf die physiologische Seite des Vererbungsproblems eröffnen. Um die Mitteilung der Tatsachen, die ja von den subjektiven Schlußfolgerungen, die wir daraus ziehen wollen, unabhängig sind, nicht durch einen umfangreichen „allgemeinen Teil" zu belasten, entschlossen wir uns, diese Folgerungen sowohl für das Geschlechtsproblem als auch für die Vererbungstheorie getrennt zu veröffentlichen; auf diese gleichzeitig gedruckten Arbeiten verweisen wir daher wegen der Einordnung unserer Befunde in das Gesamtgebiet[1]), sowie wegen der verwandten Literatur. Die geringe Literatur zu unserem direkten Gegenstand ist bereits in früheren Veröffentlichungen gewürdigt, ebenso auch manches von einschlägigen Arbeiten an anderen Objekten.

Frühere Mitteilungen des Verfassers über den Gegenstand.

1911. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Mitt. Ges. Morph. Phys. München, Vortrag v. 21. 11. 1911.

1912, Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. ind. Abst. Vererbl. 7.

[1]) Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Borntraeger, 1920.

Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Vortr. Aufs. Entwicklmech. Org. Berlin, Springer. 1920.

1913. Weitere Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Mitt. Ges. Morph. Phys. München, Vortrag 8. 7. 1913.
1914. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. (zusammen mit H. Poppelbaum) Zeitschr. ind. Abst. Vererbsl. 11.
1915. Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Biol. Centrbl. 35.
— A preliminary report etc. Proc. Nat. Ac.-Sc. Washington I. 1915.
1916. Genetic factors and Enzyme reaction. Science 43, 1916.
— Experimental intersexuality and the Sex-Problem. Amer. Natur. 50, 1916.
— Die biologischen Grundlagen der conträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. Arch. Rassen. Ges. Biol. 12.
1917. A further Contribution to the theory of sex. Journ. Exp. Zool. 22. 1917.
Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology V. 1. 1917.
1919. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. Biol. Central. 39.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Serie intersexueller Weibchen vom Haupttypus.

Fig. 1—2. Beginnende Intersexualität. Kreuzung Kum × Gif II, V B 49.
Fig. 3—4. Schwache Intersexualität. Kreuzung Mass · (Ao · Gif II)², X A 48.
Fig. 5—9. Mittlere Intersexualität.
5—7 Kreuzung [(Kum · Schnei) · (Schnei · Kum)] · Ao, X A 53, Minusindividuen.
8, 9 (Kum · Schnei)² · (Ao · Gif)², X A 54.
Fig. 10—13. Mittlere bis starke Intersexualität.
10 (Mass · Hok) · Og X A 59.
11—12 (Mass × Hok) × Ao, X A 60, der Aomorityp.
13 Mass · (Gif × Ao)², X A 49, Aomorityp plus.
Fig. 14—16. Starke Intersexualität.
14 Mass · (Schnei · Ao), W A 95, Aomorityp plus.
15 (Mass · Hok) · Ao, X A 60, dgl. extremes Plusindividuum.
16 (Mass · Hok) · Ogi, X A 59, extremes Plusindividuum.

Tafel II.

Serie intersexueller Weibchen vom Gifutypus.

Fig. 17—23, 26. Schwache Intersexualität.
17 Hok × Gif I, V A 51.
18—23, 26 Schnei · Gif I aus V A 26, V B 47.

Fig. 24, 25, 27, 28. Mittlere Intersexualität.
24 Schnei ♂ Gif I, V A 26.
25, 28 Schnei ♂ Gif I, V A 21 ♀ 31.
27 Fiu × Gif I, V A 35, Minusindividuen.
Fig. 29—34. Starke Intersexualität. Fiu ♀ Gif I, V A 35.
Fig. 35, 36. Höchstgradige Intersexualität, Weibchenmännchen.
35 aus Schles × Jap X T 14.
36 aus Schles ♂ (Jap Y ♂ Jap Br)^2 Ua.

Tafel III.

Intersexuelle Männchen.

Fig. 37. Normales ♂ aus T 14.
Fig. 38—50. Beginnende Intersexualität.
38, 44, 50 aus Y B 12 (Ogi × Berl)^2.
43, 48, 49 aus Y B 22 (Gif II × Berl) × Berl.
39, 42 aus Y B 7 (Kum × Berl)^2.
46 aus Y B 13 (Ogi × Berl)^2.
45 aus Y B 26 (Ogi × Berl) × Berl.
47 aus Y B 44 (Jap × Schles)^7.
41 aus W B 45 (Jap × Schles)^5 v. d. Unterseite.
40 aus W A 29 (Schnei ♀ Ao) Extraweibchen ♀ (Ao ♀ Schnei).
Fig. 51—56. Schwache Intersexualität.
52, 55 aus Y B 22 (Gif II × Berl) × Berl.
51 aus Y B 26 (Ogi × Berl) × Berl v. d. Unterseite.
54 aus Y B 12 (Ogi × Berl)^2.
56 aus W A 31 (Ogi ♂ Schnei)^2.
53 aus W A 27 (Kyo ♂ Schnei) ♀ (Schnei ♀ Kyo).

Tafel IV.

Fig. 57—60. Schwache Intersexualität.
57 aus Y B 11 (Gif II × Berl)^2.
58 aus X B 50 (JapX × Schles)^6.
59 aus Y B 26 (Ogi × Berl) × Berl.
60 aus Y B 12 (Ogi × Berl)^2.
Fig. 61—76. Mittlere Intersexualität.
61, 71 aus Y B 48 (Jap X × Schles)^7.
62, 67, 73 aus Y B 22 (Gif II × Berl) × Berl.
63, 64 aus Y B 12 (Ogi × Berl) × Berl.
66, 68 aus X B 48 (Jap X × Schles)^6.
74, 75 aus Y B 46 (Jap X × Schles)^7.
65 aus Y B 13 (Ogi × Berl)^2.
69 aus W B 43 (Jap X × Schles)^5.
70 aus Y B 26 (Ogi × Berl) × Berl.
72 aus X A 51 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × [(Schnei × Hok) × (Hok × Schnei)].
76 aus W B 43 (Jap X × Schles)^5.

Tafel V.

Intersexuelle Männchen.

Fig. 77—81. Mittlere Intersexualität (Fortsetzung).
77 aus Y B 48 (Jap X ♂ Schles)^{7}.
80 aus X B 41 (Gif I ♂ Fiu)^{3}.
78, 79, 81 aus X A 51 [(Fuk × Schnei) ♂ (Schnei ♂ Fuk)] ♀ [(Schnei ♂ Hok) ♂ (Hok × Schnei)].

Fig. 82—96. Starke Intersexualität.
85, 86, 88, 91, 94 wie 78, 79, 81.
82, 87 aus X A 50 [(Fuk ♂ Schnei) ♂ (Schnei ♂ Fuk)] ♂ Hok.
84, 89, 90, 92, 93, 95, 96 aus V A 44 Fuk × Hok.
83 aus Y B 46 (Jap X × Schles)^{7}.

Tafel VI.

Antennen.

Fig. 97. Normales Weibchen.

Fig. 98—101. Beginnende Intersexualität.
98, 99 aus X A 55 (Kum × Schnei)^{3} × (Gif I × Ao)^{3}.
100, 101 aus T 22, Jap Br 9. Inzucht.

Fig. 102—107. Schwache Intersexualität.
102 aus X A 49 Mass ♂ (Gif ♂ Ao)^{2}, Minustier.
103—105 aus X A 53 [(Kum × Schnei) × (Schnei × Kum)] × Ao, Minustier
106 aus X A 48 Mass × (Ao × Gif)^{2}, Minustier.
107 aus X A 54 (Kum × Schnei)^{3} × (Ao × Gif)^{2}.

Fig. 108—114. Mittlere Intersexualität (einschl. Aomorityp).
108, 109 aus X A 53, wie 103—105.
110, 113 aus X A 59 (Mass × Hok) × Ogi.
111 aus X A 60 (Mass × Hok) × Ao.
112 aus Y A 55 (Kum × Schnei)^{3} × (Gif I × Ao)^{3}.
114 aus Y A 47 Mass × Ogi.

Tafel VII.

Antennen.

Fig. 115—123. Mittlere bis starke Intersexualität.
115 aus V A 21 × 31 Schnei × Gif I.
116 aus X A 60 (Mass × Hok) × Ao.
117 aus X A 54 (Kum × Schnei)^{3} × (Ao × Gif)^{3}.
118 aus T 14 Schles × Jap X, Minustier.
119, 121, 122 aus X A 59 (Mass × Hok) × Ogi, Plustiere.
120, 123 aus X A 47 Mass ♂ Ogi dgl.

Fig. 124. Normales Männchen.

Fig. 125, 130. Stark inters. Männchen.
128 aus X A 50 [(Fuk × Schnei) × (Schnei × Fuk)] × Hok.
Die übrigen aus X A 51 [(Fuk ♂ Schnei) ♀ (Schnei ♀ Fuk)] ♂ [(Schnei ♀ Hok ♀ (Hok × Schnei)].

Tafel VIII.

Kopulationsapparate.

Fig. 131—144. Intersexuelle Weibchen.

131 aus X A 48 Mass $\cdot$ (Ao $\cdot$ Gif)^2.
132 aus X A 59 (Mass $\cdot$ Hok) $\cdot$ Ogi.
133 aus X A 60 (Mass $\cdot$ Hok) $\cdot$ Ao.
134 aus X A 54 (Kum $\cdot$ Schnei)^2 $\cdot$ (Ao $\cdot$ Gif)^2.
135 aus X A 55 (Kum $\times$ Schnei)^2 $\times$ (Gif I $\times$ Ao)^2.
136—138 V A 24 $\cdot$ 27 Kum $\cdot$ Ao.
139, 140 aus V A 21 $\times$ 31 Schnei $\times$ Gif.
141 aus d. 1912 Rheinl. $\times$ Jap Y.
142, 144 aus T 14 Schles $\times$ Jap X.
143 aus V A 35 Fiu $\times$ Gif I.

Fig. 145. Normales Männchen.

Fig. 146—149. Inters. Männchen aus X A 51 [(Fuk $\times$ Schnei) $\times$ (Schnei $\times$ Fuk)] $\times$ [(Schnei $\times$ Hok) $\times$ (Hok $\times$ Schnei)].

Tafel IX.

Gonaden intersexueller Weibchen.

Fig. 150. Stärker vergrößerte Stelle aus einer solchen Gonade die Zerstörung der Eizellen zeigend, mit intensiver Phagocytose.

Fig. 151 zeigt den peripheren Teil der Eiröhren des gleichen Tiers.

Fig. 152. Stärker vergrößerte Stelle aus einer solchen Gonade die Zerstörung der Eizellen zeigend.

Fig. 153. Umbildung von Eiröhren in Hodenfollikel unter starker Degeneration und Phagocytose in einem stark intersexuellen Weibchen aus X A 59 (Mass $\cdot$ Hok) $\cdot$ Ogi.

Fig. 154. Schnitt durch in Degeneration und Umwandlung zum Hodenfollikel begriffene Eiröhre eines mittelstarkinters. Weibchens aus X A 47 Mass $\times$ Ogi.

Tafel X.

Gonaden intersexueller Weibchen und Männchen.

Fig. 155, 160, 156, 157. Letzte Umwandlungen des Ovars in den Hoden bei Weibchenmännchen aus T 14 Schles $\times$ Jap X.

Fig. 161. Normaler Hoden.

Fig. 158, 159, 162, 163, 164. Hoden stark intersexueller Männchen aus X A 51.

158, 159. Schnitte zur Demonstration des Einwachsens des vas deferens in den Hoden zur Bildung der vier Eileiter.
162. Apyrene Spermienbündel im Hoden.
163. Bildung der Eizellgruppen im gleichen Hoden.
164. Größere Ei- und Nährzellen im gleichen Hoden.

Tafel XI.

Links drei Typen der Flügelfärbung intersexueller Weibchen einer spaltenden Bastardzucht, rechts die entsprechenden Männchentypen der gleichen Zucht Br 2 1912.

Kleinere Mitteilungen.

Die Verwertung der Mendelschen Spaltungsgesetze für die Deutung von Artbastarden.

Von **R. Wettstein** in Wien.

(Eingegangen am 20. April 1920.)

Die experimentelle Vererbungslehre der letzten Jahrzehnte hat die allgemeine Gültigkeit der sogenannten Mendelschen Spaltungsgesetze — von vorläufig noch nicht ganz geklärten Fällen abgesehen — ergeben und gezeigt, daß bei der mit der Bildung der Sexualzellen der Bastarde verbundenen Reduktionsteilung eine Aufteilung der in den Merkmalen der Organismen zum Ausdrucke kommenden Faktoren erfolgt. Die Folge davon ist, daß in der F_2-Generation eines Bastardes, insbesondere bei größerer Verschiedenheit der Eltern eine große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftritt, die zum Teil auch zu Individuen führt, welche den Individuen der Parentalgeneration vollkommen gleichen oder ihnen wenigstens sehr nahe stehen.

Danach ist zu erwarten, daß die Erzielung einer F_2-Generation bei Bastarden, deren Eltern nicht sicher stehen, unter günstigen Umständen die Möglichkeit gibt, die Herkunft des Bastardes aufzuklären. Ich sage „unter günstigen Umständen", weil die Voraussetzung zutreffen muß, daß der Bastard die nötige Fertilität besitzt, was bekanntlich nicht immer der Fall ist, und weil es möglich sein muß, eine so große Anzahl von F_2-Individuen zu erzielen, daß die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Individuen mit Parental-Charakteren vorhanden ist. Wie gering diese Wahrscheinlichkeit bei Spezies-Bastarden im allgemeinen ist, ist bekannt[1]).

Wir wissen, daß es eine große Anzahl von Kulturpflanzen gibt, deren hybride Herkunft sicher oder höchstwahrscheinlich ist, deren Stammpflanzen aber keineswegs sicher stehen, ich nenne beispielsweise viele unserer Garten-

[1]) Vergl. z. B. Baur, E., Einführung in die exp. Vererbungslehre. 3. u. 4. Auf., S. 242, 1919.

primeln, die Garten-Stiefmütterchen[1]), Rosen, Calceolaria-, Sempervivum-, Pentstemon-, Tulipa[2])-Formen usw. Theoretisch ist es zu erwarten, daß in manchen dieser Fälle die Erzielung einer F_2-Generation Auskunft über die Stammpflanzen geben kann; für die Möglichkeit spricht vielleicht die alte Erfahrung der Gärtner, daß solche Pflanzen hybrider Herkunft aus Samen gezogen, nicht „konstant" sind, sondern zum Teil „zurückschlagen".

Wenn ich hier und im folgenden von einer F_2-Generation spreche, so ist der Ausdruck nur relativ richtig. Es soll damit nur gesagt sein, daß es sich um die nächsten Abkömmlinge eines mit eigenem Pollen befruchteten Bastardes handelt[3]). Welcher Filialgeneration dieser Bastard selbst angehört, läßt sich natürlich in Anbetracht der Sachlage nicht sagen. Richtiger wäre die Bezeichnung der Generation mit F_{x+1}.

Für zwei Fälle habe ich die Anwendbarkeit der Methode erprobt und die Ergebnisse, welche sich auf einen der beiden Fälle beziehen, will ich hier kurz mitteilen, da sie bereits unzweideutig vorliegen und weil es sich um einen Fall handelt, der in der botanischen Literatur eine gewisse Rolle spielte[4]). Von einer ausführlichen, insbesondere von Farbenabbildungen begleiteten Veröffentlichung möchte ich vorläufig wenigstens — in Anbetracht der derzeitigen Publikationsschwierigkeiten absehen. Ich bemerke nur, daß ich die meisten der in den Kulturen aufgetretenen Formen, insbesondere in bezug auf die Blütenfarben, bildlich festgehalten habe.

Meine Untersuchungen betrafen die durch A. Kerner[5]) in bezug auf ihre Herkunft behandelte bunte Gartenaurikel, die auch unter den Namen der „holländischen", „belgischen" oder „englischen" Aurikel bekannte, allgemein verbreitete und in einer großen Anzahl von Rassen kultivierte Zierpflanze. Über die Beschaffenheit und insbesondere über die Mannigfaltigkeit der Pflanze brauche ich hier nichts zu sagen; es genügt ein Hinweis auf die reiche gärtnerische Literatur. Es mag nur in bezug auf die Bezeichnung der Pflanze erwähnt werden, daß der zumeist gebrauchte Name *Primula Auricula* selbstverständlich falsch und irreführend ist, daß der von van Houtte[6]) der Gartenpflanze im Jahre 1869/70 gegebene Name *Pr. intermedia* nicht anwend-

[1]) Vergl. Wittrock, V. B., Viola Studier II. Acta horti Berg., Bd. 2, Nr. 7, 1895.

[2]) Vergl. Solms-Laubach, H., Weizen und Tulpe, 1899.

[3]) Vergl. auch Lotsy, J. P. in Progress. rei bot., IV. Bd., S. 381, 1913.

[4]) Der zweite Fall betrifft das oft genannte und in neuerer Zeit insbesondere von Klebs vielfach zu Versuchen benutzte *Sempervivum Funkii*, zu dessen Deutung als hybridogen ich auf Grund des morphologischen Vergleiches kam; die diesbezüglichen Versuche sind noch nicht soweit abgeschlossen, daß ich ihre Ergebnisse veröffentlichen möchte.

[5]) Kerner, A., Die Geschichte der Aurikel. Zeitschr. d. D. u. Öster. Alpenver., IV. Bd., 1875.

[6]) Flore des serres et des jardins. Tom. XVIII, 1869—70.

bar ist, weil es eine ältere *Pr. intermedia* Sims. (1802) schon gibt[1]) und daß ich darum als unzweifelhafte Bezeichnung für die Gartenpflanze den Namen *P. hortensis* einführte[2]).

Für diese *Pr. hortensis* hat nun A. Kerner in einer sehr bekannt gewordenen Abhandlung[3]) es sehr wahrscheinlich gemacht, daß sie auf den Bastard zwischen *Pr. Auricula* L. und *Pr. hirsuta* All., die *Primula pubescens* Jacq. zurückgeht. Die Beweisführung Kerners stützte sich im wesentlichen auf die große Ähnlichkeit vieler Exemplare der *Pr. hortensis* mit *Pr. pubescens*, auf den Umstand, daß dieser Bastard seit langer Zeit in den Bauerngärten Tirols als Zierpflanze gezogen wird, daß Clusius, der um das Jahr 1582 die Pflanze an seinen Freund van der Dilft nach Belgien sandte, sie für die Alpen der Umgebung von Innsbruck angab, wo *Primula pubescens* tatsächlich vorkommt (Gschnitztal, Pflerschtal, Senderstal) und wo sie Kerner eingehend an Ort und Stelle studieren konnte.

Seither wurde die Gartenpflanze von Botanikern geradezu als *P. pubescens* bezeichnet. Der Fall schien mir aus zwei Gründen einer erneuten gründlichen Untersuchung wert. Einerseits, weil die Möglichkeit der unveränderten Erhaltung der Pflanze bei Vermehrung durch Samen zweifellos für die Möglichkeit der Entstehung eines neuen Genotypus durch Bastardierung sprechen würde[4]) und jeder derartige Fall unsere volle Beachtung verdient; andererseits, weil ein oftmaliger Vergleich der kultivierten *Pr. hortensis* mit der *Pr. pubescens* an deren natürlichen Standorten in mir Zweifel an der Richtigkeit der Kernerschen Deutung erweckte. Es gibt zweifellos an den natürlichen Standorten einzelne Exemplare der *P. pubescens*, welche einzelnen Exemplaren der *Pr. hortensis* außerordentlich ähnlich sehen, es fehlen aber der *Pr. pubescens* die dunkelrotbraunen, ja schwarzbraunen, sowie die blauen Farbentöne, die bei *Pr. hortensis* vorkommen. Überdies unterscheidet sich *Pr. hortensis* von *P. pubescens* durch die bedeutende Größe der Korollen, durch die dickere wachsartige Konsistenz der Korollen und die meist reicherblütigen Infloreszenzen. Diese Unterschiede sind auch anderen Beobachtern schon aufgefallen, so E. Widmer[4]), und sie waren der Grund, warum insbesondere englische Aurikelzüchter die Beteiligung anderer *Primula*-Arten, so von *Pr. villosa*, *Pr. carniolica* u. a. annehmen zu müssen glaubten.

Im Gegensatz zu der mehr historischen und indirekten Beweisführung Kerners versuchte ich den experimentellen Weg.

Zunächst versuchte ich *Pr. pubescens* durch künstliche Bestäubung der *Pr. Auricula* mit *Pr. hirsuta* und umgekehrt zu erzielen, um bei der Pflanze

[1]) Über die systematischen und nomenklatorischen Fragen vergl. Pax, F. und Knuth, R., Primulaceae in Engler, A., Das Pflanzenreich, IV Bd., S. 237, 1905.

[2]) Handb. d. syst. Bot., 1. Aufl., 2. Bd., S. 407, 1908.

[3]) So von A. Kerner gewertet; vergl. Pflanzenleben, II. Bd., 1891.

[4]) Widmer, E., Die europ. Arten der Gattung Primula. S. 87, 1891.

das Auftreten der für *Pr. hortensis* charakteristischen, eben erwähnten Merkmale zu konstatieren. Die Versuche wurden schon 1896 im botanischne Garten der deutschen Universität in Prag durchgeführt; ich verwendete als Eltern Exemplare der beiden Arten, die von dem durch Kerner bekannt gewordenen Standorte bei Gschnitz in Tirol stammten. Ich erzielte tatsächlich eine ganze Reihe von Exemplaren der *Pr. pubescens*; zwei derselben standen in ihren Eigentümlichkeiten, besonders in der Blütenfarbe, der *Prim. Auricula* sehr nahe; ein Exemplar besaß weiße Blüten, wie solche bei *P. pubescens* auch an den natürlichen Standorten vorkommen[1]); die andern Exemplare (ihre Zahl ist mir nicht mehr genau bekannt, sie betrug etwa 20) glichen in der Blütenfarbe vollkommen der Abbildung Kerners im „Pflanzenleben", zeigten also nicht die bei *Pr. hortensis* so häufig auftretenden Farbentöne. Dies bestärkte mich in meinen Zweifeln an der Richtigkeit der Kernerschen Deutung. Im Jahre 1913 begann ich darum mit den Versuchen, durch Erzielung einer F_2-Generation den Eltern der *Pr. hortensis* auf die Spur zu kommen.

Zum Ausgangspunkte für diese Versuche nahm ich ein Exemplar der *Pr. hortensis* mit nicht gefüllten, normalzähligen Blüten, mit dunkelbraunrot gefärbten Korollenblättern und sattgelbem Korollenschlund, mit drüsigen, und in der Jugend etwas mehligen Laubblättern und mehlig bestäubten Kelchen. Die Blüten wurden mit eigenem Pollen bestäubt und jede Fremdbestäubung ausgeschlossen.

Die Fertilität des Pollens der Ausgangspflanze war relativ groß; es fanden sich durchschnittlich 80% normale Pollenkörner[2]). Die Zahl der gewonnenen keimfähigen Samen war keine große, was in Anbetracht der immerhin herabgesetzten Fertilität und der bekannten geringen Samenbildung der Primeln bei Selbstbestäubung nicht überraschend war. Ich wiederholte daher den Vorgang bei demselben Exemplare in den Jahren 1914 und 1915.

Im ganzen erzielte ich 75 Pflanzen, von denen 66 heute noch am Leben sind. Die Pflanzen sind im Laufe der letzten Jahre fast durchweg zur Blüte gelangt. Das Ergebnis war folgendes: Die ganze Kollektion machte inbezug auf Blütenfarbe, Behaarung und Bestäubung der Laubblätter den Eindruck der größten Mannigfaltigkeit. Sie erinnerte an die Verhältnisse, die für Abkömmlinge von Speziesbastarden bekannt sind und die beispiels-

[1]) Vergl. auch A. Kerner in Dalla Torre, K. und Sarnthein, L., Flora v. Tirol, IV. Bd., S. 45, 1912.

[2]) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß der Pollen von *Pr. hortensis* in bezug auf Fertilität ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt; ich konstatiere bei verschiedenen Exemplaren verschiedener Herkunft 24%, 31%, 36%, 42%, 63%, 72%, 80%, 84% fertiler Pollenkörner. Jenčič (Oest. bot. Zeitschr. 1900, S. 83) gab für *Pr. pubescens* 36,11% sterile Pollenkörner an.

weise Baur für seine F_2-Generation von *Antirrhinum*-Bastarden auf der bekannten Farbentafel[1]) dargestellt hat. Alle denkbaren Kombinationen der Färbungen und Behaarungsverhältnisse waren zu konstatieren; auch in nicht geringer Anzahl Exemplare, welche dem Ausgangsindividuum vollkommen glichen. Stark abweichend war ein Exemplar mit weißen, lila-gefleckten Korollen und ein Exemplar mit deutlich blaubraunem Korollensaum. Am interessantesten waren zunächst 3 Exemplare, welche einer der vermuteten Stammarten usw. der *Pr. hirsuta* so vollkommen ähnlich waren, daß sie von Exemplaren der typischen *Pr. hirsuta*, welche in der Nähe kultiviert wurden, nicht unterschieden werden konnten. Bemerkenswert war auch die Tatsache, daß diese Exemplare alljährlich als die ersten aufblühten. Bekanntlich blüht *P. hirsuta* auch am natürlichen Standort wesentlich früher als *P. Auricula* und auch etwas früher als *Pr. pubescens* auf. Das Auftreten von *P. hirsuta*-Formen unter den Individuen der F_2-Generation war natürlich für die Entscheidung der gestellten Frage von größter Wichtigkeit, da ja nur die rotblühende, an der Bildung der *Pr hortensis* beteiligte Art fraglich war; an der Beteiligung der *P. Auricula* hat noch niemand gezweifelt. Bis zum Jahre 1920 kam kein Exemplar der F_2-Generation zur Blüte, das mit Sicherheit als Rückschlagsform zu *Pr. Auricula* hätte gedeutet werden können; heuer erst trieb ein Exemplar einen Blütenstand, das mir schon bisher durch die stark mehlig bestäubten Blätter aufgefallen war. Die Blüten dieses Exemplares waren schön gelb; die ganze Pflanze erinnerte außerordentlich an *Pr. Auricula*; daß doch nicht reine *Auricula* vorlag, ergab insbesondere die mikroskopische Untersuchung der Korolle, welche das Vorhandensein von zerstreuten, Anthocyan enthaltenden Zellen zeigte.

Das Resultat des Versuches war mithin, daß unter den Exemplaren der F_2-Generation sich Exemplare fanden, welche mit *P. hirsuta* vollständig übereinstimmen und ein Exemplar, welches sich der *Pr. Auricula* sehr stark nähert. Ob die ersterwähnten Exemplare „reine" *P. hirsuta* sind, wird sich erst aus der Fortsetzung des Versuches, d. h. aus dem Verhalten der von ihnen abgeleiteten Generation ergeben.

Für die Frage der Herkunft der *Primula hortensis* erscheinen mir aber die bisher erzielten Resultate bereits als entscheidend und klar.

Worauf es zurückzuführen ist, daß ich unter einer relativ so kleinen Anzahl von Versuchspflanzen nicht weniger als drei Exemplare erhielt, die mit einer der Stammarten übereinstimmen, weiß ich nicht. Bekanntlich ist dann, wenn bei einer Bastardbildung mehrere selbständig mendelnde Erbeinheiten vorliegen, die Zahl der in F_2 möglichen Kombinationen so außerordentlich groß, daß die Wahrscheinlichkeit des Auftretens der den Eltern entsprechenden Kombinationen relativ sehr klein ist. Vielleicht ist das erwähnte Ergebnis auf einen Zufall zurückzuführen, vielleicht aber auch auf

[1]) Baur a. a. O. Taf. VI.

eine günstige Erbeinheits-Kombination in der Ausgangspflanze, welche — wie schon erwähnt — keine Pflanze der F_1-Generation, sondern schon ein Abkömmling einer solchen war.

Das Ergebnis meines Versuches stimmt mit den Erfahrungen der gärtnerischen Aurikelzüchter überein. Bekannt ist, daß man bei Vermehrung von Gartenaurikeln ein buntes Gemisch von Formen und Farben erhält, weshalb auch in den Samenkatalogen verläßlicher Firmen nie die Samen von bestimmte Farben aufweisenden Rassen angeboten werden. Größere Sätze bestimmter Spielarten werden auf vegetativem Wege gewonnen. Ebenso ist es auch Züchtern bekannt, daß unter den Abkömmlingen von *Primula hortensis* Pflanzen auftreten, welche den Formen wildwachsender rotblühender Primeln oder der *Pr. Auricula* ähneln. Da es mir in meinem Versuche nicht gelang, ganz reine *Pr. Auricula* zu erzielen, möchte ich erwähnen, daß ich beispielsweise in einem Beete, welches mit Hunderten von Gartenaurikeln bepflanzt war, vor einigen Jahren in einem öffentlichen Garten Wiens zwei Exemplare sah, welche der *Pr. Auricula* vollkommen glichen, daß Vilmorin[1]) eine Rasse mit rein gelben Blüten erhielt und daß auch Kerner an natürlichen Standorten Exemplare der *Pr. pubescens* mit ganz schwefelgelben Blüten sah[2]).

Aus dem Vorstehendem ergibt sich, daß, in Übereinstimmung mit A. Kerner, als Stammpflanze der Gartenaurikel die *Pr. pubescens*, d. i. der Bastard zwischen *Pr. hirsuta* und *Pr. Auricula* anzusehen ist. Nun habe ich schon erwähnt, daß die Gartenaurikel sich von der *Pr. pubescens* in den meisten Fällen durch gewisse quantitative Merkmale unterscheidet (Blütengröße, Blütenzahl, Konsistenz usw.). Dazu kommt, daß es einige Rassen von *Pr. hortensis* gibt, welche durch noch stärkere Abweichungen ausgezeichnet sind, z. B. die mit „gefüllten" Blüten. Während somit *Pr. hortensis* im allgemeinen auf eine Bastardierung zurückzuführen ist, dürfte den Ausgangspunkt für einzelne der letzterwähnten Formen einer jener Vorgänge gebildet haben, die wir heute als Mutationen zusammenfassen. Ob die die Kulturpflanze auszeichnenden erwähnten quantitativen Merkmale durchweg auf demselben Wege zustande gekommen sind, das möchte ich hier unentschieden lassen und in einem anderen Zusammenhange diskutieren.

Fasse ich die wesentlichen Ergebnisse der vorstehenden Mitteilung zusammen, so ergibt sich:

1. Die Garten-Aurikel (*Primula hortensis*), deren Vermehrungsfähigkeit durch Samen den Gärtnern längst bekannt ist, ergibt bei Selbstbestäubung eine Nachkommenschaft, welche durch Anlagenaufspaltung dieselbe Mannigfaltigkeit aufweist, die von den Abkömmlingen anderer Art-Bastarde bekannt ist.

[1]) Vilmorin-Andrieux, Les fleures d. pleine terre. 5. ed. S. 878 (1909).
[2]) Kerner a. a. O.

2. Unter diesen Spaltungsprodukten treten Individuen auf, welche mit der wildwachenden *Pr. hirsuta* All. vollständig übereinstimmen, ferner solche, welche der wildwachsenden *Pr. Auricula* L. sehr nahe stehen.
3. Dadurch erscheint die Annahme A. Kerners, daß *Pr. hortensis* auf *Pr. pubescens* Jacq., den Bastard zwischen den beiden genannten Arten, zurückzuführen ist, vollständig bestätigt.
4. Die den Stammarten gleichenden Aufspaltungs-Kombinationen stimmen mit ihnen nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern auch im ökologischen Verhalten (relative Blütezeit) überein.
5. Mehrere rein gezüchtete Rassen der *Pr. hortensis* sind wahrscheinlich sekundär durch „Mutationen" entstanden.
6. Die unzweifelhaft vorhandenen quantitativen Unterschiede zwischen *Pr. hortensis* und *Pr. pubescens* bedürfen noch der Aufklärung.

Neue Beobachtungen an Simosaurus und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der Sauropterygier.

Von **Friedrich von Huene** in Tübingen.

(Eingegangen am 27. 4. 20.)

Eingehende Untersuchungen an zwei neuen wundervoll erhaltenen und präparierten Schädeln von Simosaurus und an vier alten und zum Teil früher schon beschriebenen Schädeln haben interessante Ergebnisse gehabt und mich zu weiterer Umschau unter den Sauropterygiern und ihren Verwandten veranlaßt. Da der Druck heutzutage so langsam geht, gebe ich hier kurz das wichtigste wieder.

Das Jugale von *Simosaurus Gaillardoti* aus dem oberen Muschelkalk von Crailsheim ist verschieden dargestellt worden. Ich habe bei vier gut erhaltenen Schädeln übereinstimmend und ebenso bei *Simosaurus Guilelmi* aus der Lettenkohle von Hoheneck bei Ludwigsburg feststellen können, daß das Jugale — wie schon von H. v. Meyer dargestellt — ein langes schmales Element ist, das sich von der Orbita der Maxilla folgend bis an deren Hinterende erstreckt und dort die freie Spitze unterhalb dem Postorbitale und Squamosum bildet. Das von Jaekel untersuchte Exemplar eignet sich gerade hierzu nicht, da diese Gegend größtenteils zerstört ist; hätte man nur diesen Schädel, so bliebe man im Zweifel, da er aber in allen gut erhaltenen Teilen ganz mit den übrigen von mir untersuchten übereinstimmt, ist es mindestens sehr unwahrscheinlich, daß der eine in so eigenartiger Weise abweichen sollte.

Zwischen Lacrymale und Palatinum bilden Fortsätze beider Elemente gemeinsam eine dünne hohe Säule, die Schädeldach und Gaumendach gegenseitig verfestigt.

Das Rudiment eines postpalatinalen Gaumendurchbruchs findet sich, von dessen dorsaler Seite Gefäßbahnen nach rückwärts ausstrahlen.

Die Pterygoide bilden eine mediane Verdickung auf der Dorsalseite des Gaumendaches mit zwei nach oben gerichteten lamellenförmig erhöhten Kanten zu doppeltem Ansatz eines nicht knöchernen Medianseptums. Diese medial verdickten Pterygoidränder erstrecken sich dorsal weit über die ventral sichtbare Pterygoidverbreitung hinaus oralwärts bis zum Foramen incisivum, das median in der Mitte der Prämaxillen liegt. Auch die beiden dorsalen Septalkanten des Pterygoides reichen so weit dorsal über das Vomerpaar weg.

Das Quadratum wird in seinem oberen Teil vom Squamosum handschuhartig umfaßt, es reicht im Innern des Squamosum bis in die obere laterale Schädelecke.

Seitlich liegt dem Quadratum vom Squamosum bis an die Gelenkrolle ein schmales deutliches Quadratojugale auf, das der eine Schädel auf beiden Seiten klar zeigt.

Es ist ein Praesphenoid vorhanden, das ein hohes Medianseptum bildet.

Das Prooticum hat ähnliche Gestalt und Lage, wie es von Nothosaurus bekannt ist.

Ein Epipterygoid hat die Spur seiner Basis im Pterygoid hinterlassen.

Sämtliche Nerven- und Gefäßlöcher konnten mit Nothosaurus verglichen werden.

Im Facialschädel der Sauropterygier spielt der median aufsteigende Prämaxillenfortsatz eine wichtige Rolle. Alle Veränderungen im facialen Teil des Schädeldaches sind in Zusammenhang mit ihm zu beurteilen. Bei den jüngeren Gattungen wird er geradezu beherrschend. Bei Simosaurus ist er eigentlich gar nicht vorhanden, das ist wohl in Zusammenhang mit der breiten kurzen Schnauze. Bei Anarosaurus und bei Nothosaurus ist er etwas größer. Aber schon bei Cymatosaurus und bei Eurysaurus des unteren Muschelkalks und bei Pistosaurus des oberen Muschelkalks hat er außerordentliche Größe. Bei den Plesiosauriern wird er enorm und drängt die andern Elemente bei Seite, namentlich wo der Schädel gestreckt ist, so erreicht er z. B. bei Peloneustes die Parietalia. Die Frage, womit das zusammenhängen mag, führt auf die Schnauze und die Funktion des Gebisses, es handelt sich offenbar um die bessere Verankerung des Knochenelementes, das die Greifzähne trägt, je schmäler die Schnauze, desto fester muß jene sein. Unter dem gleichen Gesichtspunkt sind auch die langen Prämaxillenfortsätze der Ichthyosaurier und der Pterosaurier zu beurteilen.

Bei allen Nothosauriden-Gattungen außer Nothosaurus selbst reicht das Jugale von der Orbita rückwärts bis an den lateralen Schädelrand mit einem

freien Ende. Hierdurch und durch das Verhalten der Prämaxillenfortsätze erscheint Nothosaurus als mit den parallelen Zweigen nicht genügend Schritt haltend und ist daher wie auf einem toten Geleise festgefahren und nicht mehr weiter entwicklungsfähig. Simosaurus, ein Gegenstück zu Pistosaurus, ist mit seiner aparten Schädelform selbstverständlich nur ein kurzer steriler Seitenzweig primitiver Sauropterygier. Die älteren Cymatosaurus und Eurysaurus sind noch viel entwicklungsfähiger, lassen auch den Weg zu den Plesiosauriern offen.

Das unpaare Foramen incisivum von Cymatosaurus, Simosaurus und Pistosaurus ist homolog dem paarigen der Nothosaurier des mittleren Muschelkalks, auch bei ersteren ist zum Teil die paarige Anlage angedeutet. Wahrscheinlich hängt die Öffnung wie bei den Säugetieren mit den paarigen Ausfuhrkanälen des Jakobsonschen Organs zusammen.

Der Neuralschädel ist viel weniger variabel.

Das Aufsuchen genetischer Beziehungen der Sauropterygier zu andern Reptilgruppen ist dadurch erleichtert, daß gerade in den letzten Jahren durch Broom, Haughton und namentlich durch Watson die Kenntnis der besonders in Frage kommenden südafrikanischen Formen wesentlich gefördert worden ist. Die allgemeine Richtung, aus der die Sauropterygier herkommen müssen, hat Verfasser schon 1902 gezeigt und das später mehrfach ergänzt. Es ist jetzt klar, daß unter den Theromorphen die Gorgonopsiden, die primitiven Pelycosaurier und besonders die Dinocephalen (inkl. Deuterosauriern) verglichen werden müssen. Das Quadratojugale-Rudiment bei Simosaurus und das Quadratojugale (entgegen meiner Deutung von 1911) bei Placochelys zeigt, daß die Sauropterygier von Formen abstammen, bei denen dieses Element vorhanden, also auch das Jugale größer war, zugleich aber auch, daß die Placodontier früh von primitiven Sauropterygiern abzweigten. Bei den genannten Theromorphen sind beide Elemente normal entwickelt. Die bis vor kurzem mangelhafte Kenntnis der Dinocephalen ist neuerdings durch eine spezielle Darstellung Watsons wesentlich ergänzt worden, er zeigt auch überzeugend, daß die russischen Deuterosaurier nichts als die dortigen Vertreter der beiden Familien der südafrikanischen Dinocephalen sind (Proceed. Zool. Soc. London, 1914, III, S. 749ff). Eine genaue Vergleichung mit den Theromorphen, besonders aber den genannten Ordnungen und unter ihnen vorzüglich der letzteren hat ergeben, daß am Schädel die Hirnkapsel mit ihren Öffnungen, die Schädelbasis, das Hinterhaupt, die Ethmoidregion, die Schläfengegend und am Skelett die Wirbelsäule, somit die konservativsten Skeletteile, weitgehend gleichen Bau wie die Sauropterygier zeigen, während die fazialen Schädelteile, Gürtel- und Extremitätenskelett stark abweichen. Damit wird die Möglichkeit einer genetischen deszendenten Verknüpfung der Sauropterygier mit irgendwelchen Dinocephalen (primitiven kleinen Formen) in greifbarere Nähe gerückt als bisher. Der Weg zwischen beiden Gruppen ist immerhin noch ein weiter:

kleine Dinocephalen sind bisher auch nicht bekannt. Eine gründliche Umprägung der Außenelemente des Skelettes würde zwischen beiden noch nötig sein. Der erste Teil der Vergleichung ergibt, daß die Sauropterygier sich in die verschiedenen Gruppen frühzeitig verzweigen, auch die Plesiosaurier setzen früh an.

Tübingen, den 21. April 1920.

Systematische und genetische Betrachtungen über die Stegocephalen.

Von **Friedrich von Huene** in Tübingen.

(Eingegangen am 27. April 1920.)

Durch Zittel ist die Einteilung der Stegocephalen (sensu lat.) nach der Wirbelform eingeführt worden. Sie hat sich bis in die letzte Zeit durchaus behauptet. Der grundlegende Gedanke hiervon ist entschieden ausgezeichnet und hat ja auch tatsächlich die anderen Einteilungsprinzipien verdrängt. Aber trotz dieser allgemeinen Anerkennung der leitenden Idee in rein systematischer Hinsicht ist sie doch nicht ernst genug genommen worden, denn auf genetischem Gebiet ist sie nicht mit der nötigen Konsequenz angewendet worden. Nachdem Gadow 1896 auf embryologischem Wege die Morphogenie der Wirbel kennen gelehrt hatte, stand der Weg zu ihrer Anwendung auf die Stammesgeschichte offen. Nichtsdestoweniger konnte man bis in allerletzte Zeit auch von kenntnisreichen Paläontologen den Gedanken einer Abstammung der Reptilien resp. der Cotylosaurier von den temnospondylen Stegocephalen ausgesprochen oder angedeutet finden. Verf. hat erstmals 1913 (Abschnitt „Stegocephalen" im Handwörterbuch für Naturwissenschaften, Bd. 9, S. 503 und 508) darauf aufmerksam gemacht, daß infolge des so verschiedenartigen Aufbaus der Wirbel bei den verschiedenen Zweigen der Stegocephalen und Amphibien und den Reptilien und Säugetieren diese zum großen Teil nicht genetisch aufeinander zurückgeführt werden können, sondern als parallel oder von einer gemeinsamen Stelle divergierend aufgefaßt werden müssen. Diesen damals nur kurz ausgesprochenen Gedanken, dessen weitere Ausführung und volle Anwendung ich mir auf die Sommerferien 1914 aufgespart hatte (die dann durch den Krieg unmöglich gemacht wurde), hat zu meiner großen Freude und Genugtuung O. Abel in seinem 1919 erschienenen Buch „Die Stämme der Wirbeltiere" aufgegriffen und, so wie er gemeint war, in mustergültiger Weise ausgeführt. Ich möchte nur vielleicht noch etwas stärker die phylogenetische Bedeutung betonen.

Die sechs verschiedenen Wirbeltypen sind kurz (z. T. mit Abels Worten) folgende:

1. Rhachitom. Aus allen vier Paaren von Elementen aufgebaut (Basiventralia = Hypocentrum; Basidorsalia = Neuralbogen; Interventralia = Intercentrum pleurale; Interdorsalia = Pleurocentrum). Sie bleiben entweder getrennt oder verschmelzen teilweise. Den Hauptanteil haben die Basiventralia. Interventralia klein oder verloren.

2. Embolomer. Basidorsalia + Basiventralia und Interdorsalia + Interventralia bilden je einen gleich großen Wirbel, so daß ein „Doppelwirbel" entsteht. Die vordere Scheibe bildet den „Hauptwirbel" mit Neuralbogen und Rippenansatz, die hintere den „Zwischenwirbel".

3. Stereospondyl. Die Basiventralia bilden die Hauptmasse des Wirbelkörpers und die Basidorsalia den oberen Bogen, Interventralia knorpelig und Interdorsalia verloren.

4. Pseudocentral. Hauptmasse des Wirbelkörpers aus den Basidorsalia gebildet. Basiventralia zurücktretend. Beide andern Elemente knorpelig.

5. Notocentral. Die Hauptmasse des Wirbelkörpers bilden die Interdorsalia, Interventralia mit ihnen verschmolzen oder verdrängt. Basiventralia mit den Basidorsalia verschmolzen oder verdrängt.

6. Gastrocentral. Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Interventralia gebildet. Die Basiventralia nehmen nur als Intercentra und Hämapophysen teilweisen Anteil am Wirbelbau. Interdorsalia verloren.

Der embolomere und der stereospondyle Wirbelbau kann als besonderer Fall des rhachitomen, resp. als von ihm ausgehend betrachtet werden. Es bleiben also vier Grundfälle: 1. der rhachitome, 2. der pseudozentrale, 3. der notocentrale, 4. der gastrocentrale. Diese sind faktisch und historisch als die vier ursprünglichsten Radiationen der tetrapoden Wirbeltiere aufzufassen. Sie sind einander völlig gleichwertig und Glieder eines dieser vier Stämme können unmöglich von Gliedern eines der andern abstammend gedacht werden, sondern sie konvergieren rückwärts gegeneinander.

Die phylogenetische Wichtigkeit der Wirbelbildung kann kaum überschätzt werden. Vielleicht habe ich bald Gelegenheit, ausführlicher darauf zurückzukommen.

Die zu den obigen Gruppen gehörigen Tiere gruppieren sich in starker Anlehnung an Abels Ausführungen, jedoch mit einigen Abweichungen wie folgt. Dabei bedeuten die mit römischen Ziffern bezeichneten Gruppen die vier Grundstämme. Die hier aus technisch-praktischen Gründen beibehaltene Klassifizierung in Unterordnungen, Ordnungen, Unterklassen und Klassen ist hier ohne irgendwelche phylogenetische Bedeutung, sondern nur als Hergebrachtes verwendet.

I.	*Rhachitomi*		*Archegosauridae*
			Trimerorhachidae
			Eryopinae
			Trematopsidae
			Dissorophidae
			Aspidosauridae
			Zatrachyidae
			Micropholidae
	Embolomeri		*Cricotidae*
	Stereospondyli	*Chauliodontidae*	
		Labyrinthodontidae	
		Plagiosauridae	
II.	*Pseudocentrophori*	*Nectridae*	
		Ptyonidae	
		Aistopodidae	
			Ophiderpetontidae
			Molgophidae
			Phlegetontidae
	Phyllospondyli		*Branchiosauridae*
			Acanthostomidae
	Lysorophidae		
	Urodela		
	Apoda		
III.	*Anura* = *Notocentrophori*		
IV.	*(Gastrocentrophori)*	*Microsauria*	*Hylonomidae*
			Microbrachidae

Cotylosauria und durch sie alle andern *Reptilien*, die *Vögel* und die *Säugetiere*.

Der faktische Wert des grundlegenden Wirbelbaues ist deshalb so viel größer als alle auf Schädeldeckknochen, Gürtel- und Extremitätenskelett gegründeten Unterscheidungsmerkmale, weil es sich hier um die ersten Schutzelemente des zuerst angelegten Neutralrohres mit der *Chorda dorsalis* handelt. Es spiegeln sich hierin also die ersten Radiationsneigungen des Wirbeltierstammes. Alle andern phylogenetisch verwertbaren Teilungsprinzipien sind diesem untergeordnet. Hier ist auch in erster Linie die Stelle, von der aus auf die Fische und ihr Verhältnis zu den Tetrapoden geblickt werden könnte: die Extremitäten, mit denen man es schon versucht hat, eignen sich dazu nicht. Nur Tetrapodenformen, die in der Zusammensetzung der Wirbel die Merkmale mehrerer oder aller der vier Hauptstämme vereinigen, können Anspruch erheben, den zu postulierenden primitivsten Wirbeltieren anzugehören, aus denen jene hervorgegangen sind. Das Verhältnis zu den Vertretern dieser Stämme kann ein analoges sein wie das der *Embolomeri* und

der *Stereospondyli* zu den *Rhachitomi*. Man kann solches nur im Karbon oder wahrscheinlich früher erwarten. —

Da bei den gegenwärtigen Zuständen der Druck sehr langsam geht, will ich hier auch kurz über die systematischen Ergebnisse einer in der Presse befindlichen Arbeit über Gonioglyptus, einen alttriassischen Stegocephalen aus Indien berichten. Der dort beschriebene Schädel einer neuen Art stammt aus den untersten ammonitenreichen Triaskalken von Chideru in der Salt Range. Im vergleichenden Teil habe ich mich der genaueren Verwandtschaft der Gattungen der Unterordnung *Labyrinthodontidae* zugewandt und bin zu der folgenden Gruppierung gelangt:

1. Fam. *Trematosauridae* fam. nov.
   Genus Trematosaurus Braun
   Tertrema Wiman
   Platystega Wiman
   Lyrocephalus Wiman
   Aphaneramma A. S. Woodward
   Gonioglyptus Huxley
   Lonchorhynchus Wiman
   ?Glyptognathus Lydekker
2. Fam. *Mastodonsauridae* fam. nov.
   Mastodonsaurus Jaeger
   Labyrinthodon Owen
   Diadetognathus Miall
   Pachygonia Huxley
3. Fam. *Capitosauridae* fam. nov.
   Capitosaurus H. v. Meyer
   Cyclotosaurus E. Fraas
4. Fam. *Metoposauridae* fam. nov.
   Metopias H. v. Meyer
   Anaschisma Branson
   Dictyocephalus Leidy
5. Fam. *Rhytidosteidae* fam. nov.
   Rhytidosteus Owen

Nur drei unsichere Gattungen bleiben übrig: *Eupelor* gehört vielleicht zur zweiten oder dritten Familie. *Pariostegus* ist wahrscheinlich überhaupt kein Labyrinthodontide. *Herrynosaurus* kann vielleicht zur zweiten Familie gehören. Diese fünf Familien sind unter sich streng gesonderte Gruppen.

Tübingen, den 20. April 1920.

Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

A. Bluhm-Berlin-Lichterfelde, M. Daiber-Zürich, L. Kießling-Weihenstephan, H. Rasmuson-Hilleshög, M. J. Sirks-Wageningen, E. Stehn-Bonn

zusammengestellt von

E. Schiemann-Potsdam, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglichster Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. – Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

Anderson, O., 1914. Nochmals über The elimination of spurious correlation due to position in time or space. Biometrica. **10**. S. 269—279.

Andrews, E. F., 1918. Adaptation and natural selection. Bot. Gaz. **66**. S. 382.

Baas Becking, L. G. M., 1918. Some numerical proportions in panmictic populations. Rec. Travaux bot. néerlandais. **15**. S. 337—365.

Baas Becking, L. G. M., 1919. Over limietverhoudingen in mendelsche populaties. Genetica. **1**. S. 443—456. 5 Textf.

Babcock, C. B., 1918. The rôle of factor mutations in evolution. Am. Naturalist. **52**. S. 116—128.

Bateson, W., 1916. Root-cuttings, chimaeras and „sports". Journ. Genetics. **6**. S. 75—80.

Bateson, W., 1919. The progress of Mendelism. Nature. **104**. S. 214—216.

Baur, E., 1920. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. und 4. neubearbeitete Auflage. gr. 8°. 410 S. 10 farb. Taf. 142 Textf.

Brick, C., 1919. Die Widerstandsfähigkeit gewisser Sorten unserer Kulturpflanzen gegen Parasiten. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 391 bis 394.

Bridges, C. B., 1916. Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity (concluded). Genetics. **1**. S. 107—163.

Bridges, C. B., 1917. An intrinsic difficulty for the variable force hypothesis of crossing over. Am. Naturalist. **51**. S. 360—373.

Bridges, C. B., 1917. Deficiency. Genetics. **2**. S. 445—465.

Brotherton, J. W. and **Bartlett, H. H.**, 1918. Cell measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. Amer. Journ. Bot. **5**. S. 192 bis 206.

Caron-Eldingen, v., 1920. Die Grundlagen der Vererbung. Beitr. Pflanzenzucht. Heft 5. S. 1—11.

Castle, W. E., 1919. Is the arrangement of the genes in the chromosome linear? Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A. **5**. S. 25—32. 2 Textf.

Cook, O. F., 1919. Evolution through normal diversity. Journ. Wash. Acad. Sc. **9**. S. 192—197.

Coulter, I. M. and **M. C.**, 1919. Plant genetics. Chicago Univ. Press. IX u. 214 S. 8°. 40 Textf.

Delage, Y., 1919. Suggestion sur la nature et les causes de l'hérédité ségrégative (caractères mendéliens) et de l'hérédité agrégative (caractères non mendéliens). C. R. Ac. Sc. Paris. **168**. S. 30—36.

Dembowski, J., 1919. Das Kontinuitätsprinzip und seine Bedeutung in der Biologie. Vortr. und Aufs. üb. Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, Julius Springer. Heft 21.

Devrient, E., 1919. Familienforschung. 2. verb. Aufl. Aus Natur. und Geisteswelt Bd. 350. Berlin-Leipzig, Teubner. 6 Textf.

Driesch, H., 1919. Der Begriff der organischen Form. Abhandl. z. theor, Biologie. Verl. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Heft 3. 85 S. 8°.

Duncker, G., 1919. Joh. Schmidts Rassenuntersuchungen an Fischen. Biol. Centralbl. **39**. S. 371—384.

Dürken, B., 1919. Der Einfluß der Umgebung auf die Zeichnung des Feuersalamanders. Die Naturw. **7**. S. 981—983.

East, E. M., 1918. The rôle of reproduction in evolution. Am. Naturalist. **52**. S. 273—289.

Ekman, S., 1918. Ett förfelat angrepp på Darwinismen. Populär Naturv. Revy Stockh. **6**, 1916. S. 1—8.

Erhard, C., 1919. Die Vererbung in der Pflanzenzucht. Wiener Landw. Zeitung. **69**. S. 624.

Everest, A. E., 1914. A note on Wheldale and Bassett's paper „On a supposed synthesis of anthocyanin. Journ. Genetics. **4**. S. 191—192. 1 Textf.

Everest, A. E., 1915. Recent chemical investigations of the anthocyan pigments and their bearing upon the production of these pigments in plants. Journ. Genetics. **4**. S. 361—368.

Ewart, J. C., 1919. Telegony. Nature. **104**. S. 216—217.

Feige, E., 1919. Betrachtungen über einige züchtungsbiologische Probleme. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 87—89.

Fischer, E., 1919. Die Vererbung der Gesichtszüge (Vortrag, Referat). Korr.blatt dtsch. Ges. f. Anthr., Ethn. u. Urgeschichte. S. 23—24.

Fischer, E., 1918. Die Beziehungen zwischen Sexualität und Reproduktion im Pflanzenreich. Mitt. natf. Ges. Bern. 4 S.

Freundlich, H., 1919. Das Auftreten einer Mutation vom Standpunkte der Wahrscheinlichkeit. Die Naturw. **7**. S. 632—635.

Frölich, G., 1919. Über Abstammung und Inzucht, an der Hand der wichtigsten Blutlinien des weißen deutschen Edelschweins, Ammerländer Zucht. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 69—71, 76—78, 83—85.

Fruwirth, C., 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfrüchten und kleeartigen Kulturpflanzen. 3. gänzl. umgearb. Aufl. Berlin, P. Parey. XII u. 240 S. 45 Textf.

Gauger, M., 1920. Die Mendelschen Zahlenreihen bei Monohybriden im Lichte der Dispersionstheorie. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 145—209.

Goldschmidt, R., 1917. Crossing over ohne Chiasmotypie? Genetics. **2**. S. 82—97.

Goodspeed, T. H. and **Clausen, R. E.**, 1918. An apparatus for flower measurement. Univ. Calif. Publ. Bot. **5**. S. 435—437. 1 Taf. 1 Textf.

Haeckel, 1919. Dem Andenken an Ernst H. Die Naturw. **7**. Heft 50.

Hagem, O., 1919. Arvelighetsforskning. En oversigt over nyere resultater. Kristiania, Aschehoug & Co. 317 u. V S. 8°.

Harris, J. A., 1914. On spurious values of intra-class correlation coefficients arising from disorderly differentiation within the classes. Biometrica. **10**. S. 412—417.

Harris, J. A., 1917. The correlation between a component and between the sum of two or more components, and the sum of the remaining components of a variable. Quart. Publ. Amer. Statist. Assoc. S. 854—859.

Heilborn, A., 1918. Der Mensch der Urzeit, vier Vorlesungen aus der Entwicklungsgeschichte des Menschengeschlechts. 3. Aufl. (Aus Natur und Geisteswelt. Bd. 62.) Berlin, Teubner.

Hertwig, O., 1918. Das Werden der Organismen. 2. verm. u. verb. Aufl. Jena, G. Fischer. XVIII u. 680 S. gr. 8°. 115 Textf.

Hofsten, N. v., 1919. Ärftlighetslära. Stockholm, P. A. Norstedt & Söner. VIII + 506 S. 8°, 1 Taf. 190 Textf.

Holle, H. G., 1919. Allgemeine Biologie als Grundlage für Weltanschauung, Lebensführung und Politik. Lehmann, München. 282 S. 8°.

Houwink, R. Hzn, 1919. Erfelijkheid. Populaire beschouwingen omtrent het tegenwoordige standpunt der erfelijkheid, verzameld uit theorie en practijk. Assen. Stoomdr. „Floralia". 62 S. 18 Taf. 16 Textf.

Huene, F. v., 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 209—212.

Janssens, F. A., 1919. A propos de la chiasmotypie et de la théorie de Morgan. C. R. Soc. Biol. **82**. S. 914—920.

Janssens, F. A., 1919. Une formule simple exprimant ce qui se passe en réalité lors de la „chiasmotypie" dans les deux cinèses de maturation. C. R. Soc. Biol. **82**. S. 930—934.

Jeffrey, E. C., 1918. Evolution by hybridization. Brooklyn Bot. Gard. Mem. **1**. S. 298—305. 1 Taf.

Jennings, H. S., 1918. Mechanism and vitalism. Philos. Rev. **27**. S. 577 bis 596.

Jensen, P., 1919. Physiologische Bemerkungen zur Vererbungs- und Entwicklungslehre. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 519—524.

Jones, D. F. 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics. **2**. S. 465—480.

Johannsen, W., 1919. Flogiston, Antiperistasis og Pangenesis. Naturens Verden. **3**. S. 241—255, 289—299.

Hultkrantz, J. V., 1919. Om rashygien, dess förntvättningar, mål och medel. Uppsala, J. A. Lindblad. 54 S, 8°. 7 Textf.

Kammerer, P., 1919. Das Gesetz der Serie. Eine Lehre von den Wiederholungen im Lebens- und Weltgeschehen. Stuttgart u. Berlin. Dtsch. Verlagsanstalt.

Kendall, W. C., 1919. What kind of characters distinguish a species from its subdivisions? Journ. Washington Acad. Sc. **9**. S. 187—192.

Kniep, H., 1919. Die morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. (18 S. Separ.)

Kohlbrugge, J. H. F., 1919. Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird. Biol. Centralbl. **39**. S. 489—493.

Kohlbrugge, J. H. F., 1919. De erfelijkheid van verkregen eigenschappen. Genetica. **1**. S. 347—386.

Kolpin Ravn, F., 1919. Om Mosaiksygan och beslægtede Plantesygdomme samt disses Betydning for Arvelighedslæren. Nordisk Jordbrugsforskning. **1**. S. 10—24.

Kranichfeld, H., 1919. Die breitere gemeinsame Basis. Nat. Wochenschr. N. F. **18**. S. 366—370.

Lange jr., D. de, 1918. De teegenwoordige stand van het evolutievraagstuk. De nieuwe Tid. 1—24.

Laughlin, H. H., 1918. Modifications of the 9 : 3 : 3 : 1 ratio. Am. Naturalist. **52**. S. 353—364.

Lee, A., 1917. Further supplementary tables for determining high correlations from tetrachoric groupings. Biometrika. **11**. S. 284—291.

Luschan, F. v., 1918. Zusammenhänge und Konvergenz. Mitt. Anthrop. Ges. Wien. **48**.

Macfarlane, J. M., 1918. The causes and course of organic evolution. A study in bioenergetics. New York, Macmillan Co. IX u. 875 S. 4 Taf. 28 Textf.

Marbe, K., 1919. Die Gleichförmigkeit in der Welt. Untersuchungen zur Philosophie und positiven Wissenschaft. 2. Band. München, Beck. IX u. 210 S. 8°.

Mathews, A. P., 1915. Physiological chemistry. New York.

May, W., 1919. Der Akademiestreit zwischen St. Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 497—499.

Metcalf, M. M., 1918. Darwinism and nations. Anatomical Record. **14**. S. 1—264.

Morgan, T. H., 1919. The physical basis of genetics. In: Monographs of exper. biology edited by Loeb, J., Morgan, T. H. and Osterhout, W. J. V. Philadelphia and London, Lippincott Co. 305 S, 117 Textf.

Morgan, T. H. and **Bridges, C. B.**, 1919. The construction of chromosome maps. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Medicine. **16**. S. 96—97.

Morgan, T. H., Bridges, C. B. and **Sturtevant A. H.**, 1919. Contributions to the Genetics of Drosophila melanogaster. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 278. 388 S.

Melin, D., 1918. Nàgra tankar on mimicry och skyddande likhet med stöd ar dipterologiska studier. Entomologische Tidskrift. **39**. S. 239—294. 2 Taf.

Nachtsheim, H., 1919. Der Mechanismus der Vererbung. Naturw Wochenschrift. **18**. S. 105—114. 12 Textf.

Nachtsheim, H., 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren zytologische Grundlage (Sammelreferat). Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **20**. S. 118—158.

Nachtsheim, H., 1920. Crossing-over Theorie oder Reduplikationshypothese? Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 127—141.

Naef, A., 1917. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Kritische Betrachtungen über das sogen. biogenetische Grundgesetz. Jena, G. Fischer. IV u. 77 S. gr. 8°.

Naef, A., 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik (zur Methodik der systematischen Morphologie). Jena, G. Fischer. VI u. 77 S. 8°. 4 Textf.

Nilsson-Ehle, H., 1919. Institutionen för ärfeligheitsforskning vid Åkarp. Nordisk Jordbrugsforskning. **1**. S. 97—103. 1 Textf.

Osterhout, W. J. V., 1918. Endurance of extreme conditions and its relation to the theory of adaptation. Am. J. Botany. **5**. S. 507—510. 1 Textf.

Paton, D. N., 1914. The statistical study of dietaries. Biometrika. **10**. S. 169—171.

Pearl, R., 1917. The probable error of a difference and the selection problem. Genetics. **2**. S. 78—81.

Pearson, K., 1914. The statistical study of dietaries, a rejoinder. Biometrika. **10**. S. 172—175.

Pearson, K., 1915. On the probable error of a contingency coefficient. Biometrika. **10**. S. 570—573.

Pearson, K., 1916. On some novel properties of partial and multiple correlation coefficients in a universe of manifold characteristics. Biometrika. **11**. S. 231—238.

Pearson, K., 1916. On the application of „goodness of fit" tables to test regression curves and theoretical curves used to describe observational or experimental data. Biometrika. **11**. S. 239—261.

Pearson, K., 1917. On the probable error of biserial η. Biometrika. **11**. S. 292—302.

Pearson, K. and **Tocher, J. F.**, 1916. On criteria for the existence of differential deathrates. Biometrika. **11**. S. 159—184.

Peter, K., 1920. Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Berlin, Julius Springer. VI u. 323 S. gr. 8°. 55 Textf.

Plough, H. H., 1919. Linear arrangement of genes and double crossing over. Proc. Nat. Acad. Sc. **5**. S. 167—168.

Poll, H., 1919. Versuch und Verwandtschaftskunde (Sitzungsber. der physiol. Ges.). Die Naturwissenschaften. **7**. S. 512—513.

Pringsheim, H., 1919. Die chemische Anpassung der Mikroorganismen. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 319—322.

Reichert, E. T., 1914. The differentiation and specificity of starches in relation to genera, species etc. Publ. Carn. Inst. Washington. 2 Bd. XVIII u. 900 S, 612 Microphot. 400 Taf.

Reinke, J., 1918. Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassung. Flora N. F. **12**. S. 111—112.

Reinke, J., 1919. Die schaffende Natur. Mit Bezugnahme auf Schopenhauer und Bergson. Leipzig, Quelle und Meyer. VII u. 153 S.

Robbins, R. B., 1917. Some applications of mathematics to breeding problems. Genetics. **2**. S. 489—504.

Roberts, H. F., 1919. An early paper on maize crosses. Am. Naturalist. **53**. S. 97—108. 2 Textf.

Schallmeyer, W., 1918. Vererbung und Auslese. 3. durchwegs umgearb. u. verm. Aufl. Jena, G. Fischer. XVI u. 535 S. gr. 8°.

Schaxel, J., 1919. Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Jena, G. Fischer. VII u. 221 S. 8°.

Schaxel, J., 1920. Ernst Haeckel und die Biologie seiner Zeit. Naturw. Wochenschrift N. F. **19**. S. 49—52.

Schmidt, J., 1919. La valeur de l'individu à titre de générateur apprécié suivant la méthode du croisement diallèle. C. R. Labor. Carlsberg. **14**. Nr. 6. 34 S.

Schmidt, J., 1919. Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. Übers. aus dem dän. Manuskript. Jena, G. Fischer. 40 S. gr. 8°.

Semon, R. †, 1919. Über das Schlagwort „Lamarckismus". Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 51—52.

Shamel, A. D., 1918. Why navel oranges are seedless. Journ. Heredity. **9**. S. 246—249.

Siemens, H. W., 1919. Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre. **4**. S. 278.

Siemens, H. W., 1919. Über den Erblichkeitsbegriff, insbesondere über die Frage, ob Krankheiten vererbt werden können. Dtsch. mediz. Wochenschr. **45**. S. 1302—1305.

Sinnott, E. W., 1918. Isolation and specific change. Brooklyn bot. Gard. Mem. **1**. S. 444—447.

Sirks, M. J., 1919. Raszuiverheid en fokzuiverheid. Genetica. **1**. S. 539 bis 552.

Sirks, M. J., 1919. Zur Mutationsfrage. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 712.

Smith, K., 1916. On the „best" values of the constants in frequency distributions. Biometrika. **11**. S. 262—280.

Soper, H. E., 1914. On the probable error of the bi-serial expression for the correlation coefficient. Biometrika. **10**. S. 384—390.

Soper, H. E., Young, A. W., Cave, B. M., Lee, A. and **Pearson, K.**, 1917. On the distribution of the correlation coefficient in small samples. Appendix II to the papers of „Student" and R. A Fisher. A cooperative study. Biometrika. **11**. S. 328—413. 100 Tab. 5 Taf.

Stomps, T. J., 1919. Over de verschillende toestanden der pangenen. Werken Genootsch. Bevord. Nat. Genees- en Heelk. Amsterdam. **2**. IX. S. 245—246.

Stomps, T. J., 1919. Neue Beiträge zur Mutationsfrage. Naturw. Wochenschr. N. F. **18**. S. 471—474.

Study, E., 1919. Die Mimikry als Prüfstein phylogenetischer Theorien. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 371—378, 392—396.

Study, E., 1919. Genetik und Mimikry. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 761 bis 764.

Sturtevant, A. H., 1917. Crossing over without chiasmotype? Genetics. **2**. S. 301—305.

Sturtevant, A. H., Bridges, C. B. and **Morgan, T. H.**, 1919. The spatial relations of genes. Proc. Nation. Acad. Sc. **5**. S. 168—173.

Tammes, T., 1919. De leer der erffactoren en hare toepassing op den mensch (Inaugureele rede). Groningen-Den Haag. J. B. Wolters. 24 S.

Thellung, A., 1919. Über Nichtausnutzung des Anpassungsvermögens in der Natur. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 30—31.

Thellung, A., 1919. Über geschlechtsbegrenzte Speziesmerkmale. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 144.

Thomson, J. A., 1919. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. R Soc. Edinbourgh. **52**. S. 399—433. 4 Textf.

Thomson, J. A., 1919. Secrets of animal life. London, A. Melrose Ltd. VIII u. 324 S.

Tischler, G., 1920. Über die sogenannten „Erbsubstanzen" und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. Biol. Centralbl. **40**. S. 15—28.

Ubisch, L. v., 1919. Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 750—756.

Verhandl. Verein. Pflege vergleich. Pathologie aus d. Gesellschaftsjahren 1911/1914 (Separatabdruck a. d. Berl. kl. Wochenschr.), herausgegeben v. geschäftsführ. Vorstand. Band I. Berlin, Schumacher. 1919. 65 S. 8°.

Vries, H. de, 1918. The relative age of endemic species. Science N. S. **47**. S. 629—630.

Vries, H. de, 1919. Über erbliche Ursachen eines frühzeitigen Todes. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 217—222.

Vries, H. de, 1919. The present position of the mutation theory. Nature. **104**. S. 213—214.

Warren, H. C., 1917. Numerical effects of natural selection acting upon Mendelian characters. Genetics. **2**. S. 305—313.

Weatherwax, P., 1918. Variation and varieties of Zea Mays. Proc. Indiana Ac. Sc. for 1917. S. 99—103.

Weatherwax, P., 1918. The ancestry of maize — a reply to criticism. Bull. Torrey Bot. Club. **46**. S. 275—278.

Wentworth, E. N. and **Remick, B. L.**, 1916. Some breeding properties of the generalized Mendelian population. Genetics. **1**. S. 608—616.

Werth, E., 1917. Der tertiäre Mensch (zur Eolithen- und Vormenschenfrage). (Referat eines Vortrags.) Zeitschr. f. Ethnologie. **49**. S. 204—205.

Wettstein, F. v., 1919. Vererbungserscheinungen und Systematik bei Haplonten und Diplohaplonten im Pflanzenreich. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 233—246. 1 Textf.

Whitaker, L., 1914. On the Poisson Law of small numbers. Biometrika. **10**. S. 36—71.

White, O. E., 1918. Our common garden vegetables, their history and their origin. Brooklyn Bot. Gard. Leaflets. Ser. VI. 20 S.

White, O. E., 1918. Environment, variation and the laws of heredity. Brooklyn Bot. Gard. Leaflets. Ser. VI. 16 S. ill.

White, O. E., 1919. The crossing of flowers. Brooklyn bot. Gard. leaflets. Ser. III. 10 S. 8 Textf.

White, O. E., 1919. The origin and history of our more common cultivated fruits. Brooklyn Bot. Gard. Leaflets. Ser. IV. 12 S.

Willis, J. C., 1918. The age and area hypothesis. Science N. S. **47**. S. 626—628.

Young, A. W. and **Pearson, K.**, 1916. On the probable error of a coefficient of contingency without approximation. Biometrika. **11**. S. 215 bis 230.

II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung, Variabilität und Artbildung.

a) Pflanzen.

Allard, H. A., 1919. Some studies in blossom color inheritance in tobacco, with special reference to N. sylvestris and N. Tabacum. Am. Naturalist. **53**. S. 79—84.

Allard, H. A., 1919. Gigantism in Nicotiana Tabacum and its alternative inheritance. Am. Naturalist. **53**. S. 218—233.

Allard, H. A., 1919. The mendelian behavior of aurea character in a cross between two varieties of Nicotiana rustica. Am. Naturalist. **53**. S. 234—238.

Arny, A. C. and **Garber, R. J.**, 1918. Variation and correlation in wheat, with special reference to weight of seed planted. Journ. agric. research. **14**. S. 359—392.

Atkinson, G. F., 1917. Quadruple hybrids in the F_1 generation from Oenothera nutans and Oe. pycnocarpa, with the F_2 generations and back- and inter-crosses. Genetics. **2**. S. 213—259.

Atkinson, G. F., 1918. Twin hybrids from crosses of Oenothera Lamarckiana and Franciscana with Oe. pycnocarpa, in the F_1 and F_2. Proc. am. philos. Soc. **57**. S. 130—143. 4 Taf.

Bach, S., 1919. Zur näheren Kenntnis der Faktoren der Anthozyanbildung bei Pisum. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 64—66.

Bach, S., 1919. Noch ein Bastardierungsversuch Pisum × Faba. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 73—74.

Backhouse, W. O., 1918. The inheritance of glume length in Triticum polonicum. A case of zygotic inhibition. Journ. Genetics. **7**. S. 125 bis 133. Mit Kurven.

Barker, E. E., 1917. Heredity studies in the morning glory (Ipomoea purpurea *[L.]* Roth). Bull. Cornell agr. Exp. Stat. Nr. 392. 38 S. 3 Taf.

Bateson, W., 1916. Root-cuttings, chimaeras and „sports". Journ. Genetics. **6**. S. 75—80.

Bateson, W. and **Sutton, J.**, 1919. Double flowers and sex-linkage in Begonia. Journ. Genetics. **8**. S. 199—207. 1 Taf.

Beauverd, M., 1918. Un érable hybride inédit (× Acer Guyoti Beauverd). Bull. Soc. bot. Genève. **2**, X. S. 11.

Bisset P., 1918. Prolification in a double-flowered form of Calendula officinalis. Journ. Heredity. **9**. S. 323—325.

Blakeslee, A. F., 1918. Unlike reaction of different individuals to fragance in Verbena flowers. Science 2. **48**. S. 298—299.

Blaringhem, M. L., 1919. Variations florales chez la Grande Marguerite (Leucanthemum vulgare Lamarck). C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 193 bis 195.

Blaringhem, M. L., 1919. A propos de l'hérédité des fascies de Capsella Viguieri. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 298—300.

Blaringhem, M. L., 1919. Vigueur végétative, compensatrice de la stérilité, chez les hybrides d'espèces de Digitales (Digitalis purpurea L.; D. lutea L.). C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 481—483.

Blaringhem, L., 1919. Polymorphisme et fécondité du Lin d'Autriche. C. R. Soc. Biol. **82**. S. 756—768.

Boresch, K., 1919. Über die Einwirkung farbigen Lichts auf die Färbung der Cyanophyceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 25—39.

Brotherton, W. and **Bartlett, H. H.**, 1918. Cell-measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. Am. J. Botany. **5**. S. 192—206.

Buchholz, J. T., 1919. Studies concerning the evolutionary status of polycotyledony. Am. J. Botany. **6**. S. 106—119.

Bygdén, A., 1918. Jämte bilaga bestämmningar ov aciditet och sockerhalt i vattenextrakt av vetesorter med olika resistens mot gulrost. Meddelande Centralanstalten f. försöckväs. jordbruksomradet Bot. afd. No. 16. No. 192. S. 20—25.

Cobb, F. and **Bartlett, H. H.**, 1919. A mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non-mass-mutating strains of Oenothera pratincola. Journ. Washington Acad. Sc. **9**. S. 462—483.

Cockerell, T. D. A., 1919. Hybrid perennial sunflowers. Bot. Gaz. **67**. S. 264—266.

Cockerell, T. D. A., 1919. The varieties of Helianthus tuberosus. Am. Naturalist. **53**. S. 188—192. 2 Textf.

Collins, E. J., Camb, P. A. and **Lond, B. Sc.**, 1919. Sex segregation in the Bryophyta. Journ. Genetics. **8**. S. 139—146. 1 Taf.

Collins, G. N., 1918. Tropical varieties of maize. Journ. Heredity. **9**. S. 147—154. 3 Textf.

Collins, G. N., 1919. Intolerance of maize to selffertilization. Journ. Washington Acad. Sc. **9**. S. 309—312.

Correns, C., 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. Capsella Bursa pastoris albovariabilis und chlorina. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. Heft 34. S. 585—610.

Correns, C., 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. II. Vier neue Typen bunter Periklinalchimären. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin. Heft 44. S. 820—857.

Coutinho, A. P., 1918. Une nouvelle variété du ricin. Bull. Soc. portugaise Sc. nat. **8**. S. 82—83.

Cunningham, B., 1918. Cross-conjugation in Spirogyra Weberi. Bot. Gaz. **66**. S. 272—273. 1 Textf.

Dahlgren, K. V. O., 1919. Erblichkeitsversuche mit einer dekandrischen Capsella Bursa Pastoris (L.). Svensk Bot. Tidskrift. **13**. S. 48—60. 2 Textf.

Daniel, L., 1919. Sur la stabilité et l'hérédité des Crataegomespilus et des Pirocydonia. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 513—515.

Danysz, M. J., 1919. La vie d'un microbe, individu et espèce. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 104—106.

Davis, B. M., 1918. The segregation of Oenothera brevistylis from crosses with Oenothera Lamarckiana. Genetics. **3**. S. 501—534.

Donald, F., 1917. Crossing of tomatoes in the United States. Am. Naturalist. **51**. S. 608—621.

East, E. M., 1918. Intercrosses between self-sterile plants. Brooklyn Bot. Gard. Mem. **1**. S. 141—153.

East, E. M. and **Park, J. B.**, 1917. Studies on self-sterility I. The behavior of self-sterile plants. Genetics. **2**. S. 505—609.

Emerson, R. A., 1917. Genetical studies of variegated pericarp in maize. Genetics. **2**. S. 1—35. 4 Textf.

Euler, K., 1919. Ein bemerkenswerter Fall von Knollen-Farbabänderung der Kartoffel. Deutsch. Landw. Presse. S. 161—162.

Fernald, M. L., 1918. An intergeneric hybrid in the Cyperaceae. Rhodora. **20**. S. 190—191. 1 Taf.

Freeman, G. F., 1919. Heredity of quantitative characters in wheat. Genetics. **4**. S. 1—93.

Fruwirth, C., 1919. Zum Verhalten der Bastardierung spontaner Variationen mit der Ausgangsform. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 66—73. 2 Textf.

Gassner, G., 1919. Untersuchungen über die Sortenempfänglichkeit von Getreidepflanzen gegen Rostpilze. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde. II. Abt. **49**. S. 185–243.

Goetz, E., 1919. Tabakanbauversuche. Badisches Wochenblatt. S. 67–69.

Goodspeed, J. H. and **Clauson, R. E.**, 1915. Variation of flower size in Nicotiana. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **1**. S. 233—313.

Goodspeed, J. H. and **Clauson, R. E.**, 1915. Parthenocarpy and Parthenogenesis in Nicotiana. Proc. Nat. Sc. Washington. **1**. S. 341—353.

Graevenitz, L. v., 1919. Ein merkwürdiges Resultat bei Inzuchtversuchen. Vorl. Mitt. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 169—173.

Halsted, B. D., 1919. Possible correlations concerning position of seeds in the pod. Bot. Gaz. **67**. S. 243—250.

Hagem, O., 1919. Einige F_2- und F_3-Generationen bei dem Bastard Medicago sativa · M. falcata. Nyt Magazin f. Naturvidenskaberne. S. 149 bis 165.

Harper, R. A., 1918. Organization, reproduction and inheritance in Pediastrum. Proc. amer. phil. Soc. **57**. S. 375—439. 2 Taf. 35 Textf.

Harris, J. A., 1917. On the distribution of abnormalities in the inflorescence in Spiraea Vanhouttei. Am. J. Botany. **10**. S. 624—636.

Harris, J. A., 1917. Further studies on the relationship between bilateral asymmetry and fertility and fecundity in the unilocular fruit. Genetics. **2**. S. 186—204.

Harris, J. A., 1917. On the application of Pearson's biserial r to the problem of asymmetry and fertility in the unilocular fruit. Genetics. **2**. S. 205—212.

Harris, J. A., 1917. Supplementary determinations of the relationship between the number of ovules per pod and fertility in Phaseolus. Genetics. **2**. S. 284—290.

Harris, J. A., 1918. Further studies on the interrelationship of morphological and physiological characters in seedlings of Phaseolus. Brooklyn Bot. Gard. Mem. **1**. S. 167—174.

Harris, J. A., 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of Ficaria. Biol. Bull. **34**. S. 7—17.

Hayes, H. K., 1918. Natural crossing in wheat. Journ. Heredity. **9**. S. 326 bis 330, 334. 2 Textf.

Hayes, H. K., 1917. Inheritance of a mosaic pericarp color of maize. Genetics. **2**. S. 260—283.

Hector, G., 1916. Observation on the inheritance of anthocyan pigments in paddy varieties. Mem. Dep. Agric. India Bot. **8**. S. 89—101.

Heinricher, E., 1919. Ein Versuch Samen, allenfalls Pflanzen, aus der Kreuzung einer Laubholzmistel mit der Tannenmistel zu gewinnen. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 392—399.

Henning, A. E., 1919. Anteckningar om gulrosten (Puccinia glumarum). Meddelande Centralanstalten for försöksväs. jordbruksområdet. Bot avd. No. 16. No. 192. S. 1—20.

Hessing, J., 1919. Mitteilungen bezüglich der Variabilität einiger Grasarten. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 53—57.

Hill, A. W., 1918. The history of Primula malacoides, Franchet, under cultivation. Journ. Genetics. **7**. S. 193—198. 2 Taf. 1 Textf.

Hodgson, R. W., 1918. An interesting bud sport in the Washington navel orange. Journ. Heredity. **9**. S. 301—303. 1 Textf.

Ikeno, S., 1917. Variegation in Plantago. Genetics. **2**. S. 390—416.

Ikeno, S., 1917. Studies on the hybrids of Capsicum annuum Part II. On some variegated races. Journ. Genetics. **6**. S. 201.

Ikeno, S., 1917. A note to my paper on some variegated races of Capsicum annuum. Journ. Genetics. **6**. S. 315.

Jones, D. F., 1916. Natural cross-pollination in the tomato. Science N. S. **48**. S. 509—510.

Jones, D. F., 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics. **2**. S. 466—479.

Jones, D. F., 1918. Segregation of susceptibility to parasitism in maize. Am. J. Botany. **5**. S. 295—300.

Jones, D. F., 1918. The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. Bull. Connect. agr. Exp. Stat. Nr. 207. 95 S. 12 Taf. 3 Textf.

Jones, D. F., 1918. Bearing of heterosis upon double fertilization. Bot. Gaz. **65**. S. 324—333.

Jones, D. F. and **Gallastegnie, C. A.**, 1919. Some factor relations in maize with reference to linkage. Am. Naturalist. **53**. S. 239—246.

Jörgensen, E., 1917 18. Ajuga pyramidalis × reptans. Bergens Museums Aarbok 1. Hefte Naturw. Raekke No. 5. S. 1—4.

Kajanus, B., 1919. Über eine konstant gelbbunte Pisum-Rasse. Bot. Notiser. S. 83—84.

Kajanus, B., 1919. Genetische Papaver-Notizen. Bot. Notiser. S. 99—102.

Kajanus, B., 1919. Genetische Studien über die Blüten von Papaver somniferum L. Arkiv för Botanik. **15**. No. 18. S. 1—88. 3 Textf.

Kajanus, B. und **Berg, S. O.**, 1919. Pisum-Kreuzungen. Arkiv för Botanik. **15**. No. 19. S. 1—18.

Kearney, T. H. and **Wells, W. G.**, 1918. A study of hybrids in Egyptian Cotton. Am. Naturalist. **52**. S. 491—506. 3 Textf.

Kempton, J. H., 1919. Inheritance of spotted aleurone color in hybrids of Chinese maize. Genetics. **4**. S. 261—274.

Kirchner, O. v., 1916. Untersuchungen über die Empfänglichkeit unserer Getreide für Brand- und Rostkrankheiten. Fühl. Landw. Ztg. **65**. Heft. 1—4.

Kirchner, O. v., 1916. Über die verschiedene Empfänglichkeit der Weizenarten für die Steinbrandkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. **16**. S. 17—25.

Kniep, H., 1919. Untersuchungen über den Antherenbrand (Ustilago violacea Pers.). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Botanik. **11**. S. 257—284.

Küster, E., 1919. Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit. Biol. Centralbl. **39**. S. 212—251. 27 Textf.

Küster, E., 1919. Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung. Monatshefte f. d. nat. Unterricht. **12**. S. 37—43, 73—84.

Küster, E., 1919. Beiträge zur Kenntnis der panaschierten Laubgehölze. Mitteil. dtsch. dendrol. Ges. S. 85—88.

Lehmann, E., 1919. Über die keimfördernde Wirkung von Nitrat auf lichtgehemmte Samen von Veronica Tournefortii. Zeitschr. f. Botanik. **11**. S. 161—179.

Lehmann, E., 1918. Über reziproke Bastarde zwischen Epilobium roseum und parviflorum. Zeitschr. f. Botanik. **10**. S. 497—511. 7 Textf.

Lehmann, E., 1919. Weitere Epilobium-Kreuzungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 347—358. 6 Textf.

Lindhard, E. u. **Iversen, K.**, 1919. Vererbung von roten und gelben Farbenmerkmalen bei Beta-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 1—18.

Lindstrom, E. W., 1918. Chlorophyll inheritance in maize. Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. S. 13.

Lloyd, F. E., 1917. The origination of ascidia under quasi-experimental conditions. Transact. R. Soc. Canada. **3** XI. S. 71—84. Ill.

Lotsy, J. P., 1919. Cucurbita-strijdvragen. De soort quaestie. Het gedrag na kruising. Parthenogenese? I. Historisch overzicht. Genetica. **1** S. 497—532.

Love, H. H. and **Craig, W. T.**, 1918. The relation between color and other characters in certain Avena crosses. Am. Naturalist. **52**. S. 369—383.

Love, H. H. and **MacRostie, G. P.**, 1919. The inheritance of hull-lessness in oat hybrids. Am. Naturalist. **53**. S. 5—32.

Lundegärdh, H., 1918 u. 1919. Ekologiska och fysiologiska studier pa Hallands Väderö. I och II. With english summary. Bot. Notiser. 1918 S. 265 bis 286. 1919 S. 1—39.

MacRostie, G. O., 1919. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. Phytopathology. **9**.

Malinowski, E., 1916. On the appearance of new forms in the posterity of hybrids of Nicotiana atropurpurea × N. silvestris (poln. u. engl.). C. R. Soc. Sciences Varsovie. **9**. S. 827—864. 2 Taf. 13 Textf.

Mandekic, V., 1918. Vererbung einiger Eigenschaften beim Mais (tschech.). Gospodarska smotra. **5—8**.

Mendiola, N. B., 1919. Variation and selection within clonal lines of Lemna minor. Genetics. **4**. S. 151—183.

Meunissier, A., 1918. Expériences génétiques faites à Verrières. Bull. soc. nation. acclimat. France. S. 1—31.

Meyer, C. J. und **Zimmermann, W.**, 1918. Epipactis (Cephalanthera) Mayeri W. Zim. (= Epipactis alba × rubra]. Mitt. bayr. bot. Ges. **3**. S. 463 bis 466. 1 Textf.

Neethling, J. H., 1918. A preliminary note on dwarfs appearing in gluyas early (wheat) hybrids. South. Afric. Journ. Science. **14**. S. 540—547.

Ness, H., 1918. Hybrids of the live oak and overcup oak. Journ. Heredity. **9**. S. 263—268. 3 Textf.

Nicolas, G., 1919. Constance d'une anomalie chez un Ophrys par multiplication végétative. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. **10**. S. 87—88.

Oberstein, O., 1919. Über das Vorkommen echter Knospenvariationen bei pommerschen und anderen Kartoffelsorten. Dtsch. Landw. Presse. **46**. S. 560—561. 1 Textf.

Orban, G., 1919. Untersuchungen über die Sexualität von Phykomyces nitens. Beih. bot. Centralbl. I. Abt. **36**. S. 1—59. 2 Taf. 20 Textf.

Pleijel, C., 1918. Valeriana excelsa Poir. × officinalis L., nova hybrida. Bot. Notiser. S. 295—296. 3 Textf.

Punnett, R. C., 1918. On the origin of a mutation in the sweetpea. Journ. Genetics. 8. S. 27—31. 1 Textf.

Rasmuson, H., 1919. Zur Frage von der Entstehungsweise der roten Zuckerrüben. Bot. Notiser. S. 169—180. 2 Textf.

Rasmuson, H., 1919. Genetische Untersuchungen in der Gattung Godetia. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 392—399.

Raunkiaer, C., 1918. Über die verhältnismäßige Anzahl männlicher und weiblicher Individuen bei Rumex thyrsiflorus Fingerh. Biol. Medded. kgl. dansk. Vid. Selsk. X I. S. 17.

Rayner, M. C., 1918. Notes on the genetics of Teucrium Scorodonia crispum (Stanfield). Journ. Genetics. **7**. S. 183—186. 1 Taf.

Reed, H. S., 1919. Growth and variability in Helianthus. Am. J. Botany. **6**. S. 252—271. 3 Textf.

Remlinger, P., 1919. Contribution à l'étude de l'immunité héréditaire contre la rage. C. R. Soc. Biol. **82**. S. 142—144.

Renner, O., 1919. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. f. Botanik. **11**. S. 305—380. 1 Taf. 39 Textf.

Richardson, C. W., 1918. A further note on the genetics of Fragaria. Journ. Genetics. **7**. S. 167—170.

Richet, Ch. et Cardot, H., 1919. Mutations brusques dans la formation d'une nouvelle race microbienne. C. R. Acad. Sc. Paris. **168**. S. 657 bis 662. 2 Textf.

Rosendahl, C. O., 1919. Variations in the flowers of Erythronium propullans Gray. Torreya. **19**. S. 43—47. 3 Textf.

Salisbury, E. J., 1920. Variation in Anemone apennina L. and Clematis vitalba L. with special reference to trimery and abortion. Ann. Botany. **34**. S. 107—116.

Schade, H. J. M., 1919. Kunnen proefondervindelijke mutaties worden opgewekt bij bacteriën? Nederlandsch Tijdschr. voor Geneeskunde. 1919. 2e Heft. S. 811—814.

Schaffner, J. H., 1918. The expression of sexual dimorphism in heterosporus sporophytes. Ohio Journ. Sc. **18**. S. 101—125.

Schwerin, F., Grf. v., 1919. Ursachen des Ausartens der nichtkonstanten buntblättrigen Gehölze. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. S. 172.

Shamel, A. D., 1918. Some variable ears of dent corn. Journ. Heredity. **9**. S. 29—32. 4 Textf.

Shamel, A. D., 1918. A dry blood orange strain. Journ. Heredity. **9**. S. 174 bis 177. 2 Textf.

Shamel, A. D., 1918. Striking orange bud variations. Journ. Heredity. **9**. S. 189—191. 2 Textf.

Shamel, A. D., 1919. Bud variations in dahlias. Journ. Heredity. **9**. S. 362 bis 364. 2 Textf.

Shamel, A. D. and **Pomeroy, C. S.**, 1918. A fruiting orange thorn. Journ. Heredity. **9**. S. 315—318.

Shull, G. H., 1918. The duplication of a leaf-lobe factor in the spepherd's purse. Brooklyn bot. Gard. Mem. **1**. S. 427—443. 4 Textf.

Simpson, J. J., 1914. Contribution to a statistical study of the Cruciferae. Variation in the flowers of Lepidium draba Linn. Biometrika. **10**. S. 215—268. 11 Taf.

Sirks, J. M. en **Bijhouwer, J.**, 1919. Onderzoekingen over de eenheid der Linneaansche soort Chrysanthemum Leucanthemum L. Genetica. **1**. S. 401—442. 2 Textf.

Sô, M. and **Imai, Y.**, 1918. On the Xenia in the barley. Bot. Mag. Tokyo. **32**. S. 205—214.

Sô, M., Jmai, Y. and **Terasawa, Y.**, 1919. On the non-Mendelian inheritance of Raphanus sativa (japanese). Bot. Mag. Tokyo. **33**. S. (21)—(30).

Sperlich, A., 1919. Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Auf Grund von Untersuchungen über die Keimungsenergie, Rhythmus und Variabilität in reinen Linien von Alectorolophus hirsutus All. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. I. **128**. S. 1—97. 4 Textf.

Stout, A. B., 1919. Bud variation. Proc. nat. Acad. Sc. **5**. S. 130—134.

Sutton, J., 1918. Report on tests of self-sterility in plum, cherries, and apples at the John Innes horticultural Institution. Journ. Genetics. **7**. S. 281—300. 1 Taf.

Thompson, W. P., 1918. The inheritance of the length of flowering and ripening periods in wheat. Trans. R. Soc. Canada. **3**, XII. S. 69—87.

Tjebbes, K. en **Kooiman, H. N.**, 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen I en II. Genetica. **1**. S. 323—346.

Tjebbes, K. en **Kooiman, H. N.**, 1919. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen. III. Albinisme. Genetica. **1**. S. 533—538. 1 Taf. 3 Textf.

Trabut, L., 1919. Observations sur la descendance de Citrus hybrides. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. **10**. S. 89.

Transeau, E. N., 1919. Hybrids among species of Spirogyra. Am. Naturalist. **53**. S. 109—119. 7 Textf.

Tschermak, E. v., 1919. Die Xenienfrage bei den Bohnen. Prakt. Ratgeber. f. Obst- u. Gartenbau. **34**. S. 196—197. 5 Textf.

Tschermack, E. 1919. Über Primula-Bastarde. Verh. zool. bot. Ges. Wien. **69**. S. (100).

Tschermack, E. v., 1919. Bastardierungsversuche mit der grünsamigen Chevrier-Bohne. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 57—61.

Tschermack, E., 1919. Beobachtungen über anscheinende vegetative Spaltungen an Bastarden und über anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen, speziell Auftreten von Pigmentierungen an sonst pigmentlosen Deszendenten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 216 bis 232.

Vestergaard, H. A. B., 1919. Jagttagelser vedsprande Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. Tidsskrift for Planteavl. **26**. S. 491—510.

Vries, H. de, 1918. Twin hybrids of Oenothera Hookeri T. and G. Genetics. **3**. S. 397—421.

Vries, H. de, 1919. Oenothera Lamarckiana mut. simplex. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 65—73.

Vries, H. de, 1919. Oenothera rubrinervis, a half mutant. Bot. Gaz. **67**. S. 1—26.

Warren, E., 1917. A preliminary report on some breeding experiments with foxglove. Biometrika. **11**. S. 303—327.

White, O. E., 1918. Inheritance studies in castor beans. Brooklyn Bot. Garden Mem. **1**. S. 513—521.

White, O. E., 1918. Breeding new castor beans. Journ. Heredity. **9**. S. 195 bis 200. 5 Textf.

White, O. E., 1919. The history of Nicotiana II. An account of the heredity and environment of a family of tobacco plants. Brooklyn Bot. Garden leaflets. Series II. 8 S.

Wille, N., 1918. Über die Variabilität bei der Gattung Scenedesmus. Nyt. Magazin f. Naturvidensk. **56**. Algolog. Notizen XXV—XXIX. S. 1—22. 1 Taf. 63 Textf.

Winge, Ö., 1919. On the non-Mendelian inheritance in variegated plants. Trav. Labor. Carlsberg. **14**. S. 1—21.

Wisselingh, C. van, 1920. Über Variabilität und Erblichkeit. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 65—126. 10 Textf.

Witte, H., 1919. Über weibliche Sterilität beim Timotheegras (Phleum Pratense L.) und ihre Erblichkeit. Svensk Botanisk Tidskrift. **13**. S. 32 bis 42. 2 Textf.

Witte, H., 1919. Sjärfbefruktningens inverken pa afkommans utveckling hos timotejen (Phleum pratense L.). Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. **29**. S. 86—90. 1 Textf.

Wolk, P. C. v. d., 1919. Onderzoekingen over blijvende modificaties en hun betrekking tot mutaties. Cultura. **31**. S. 82—105. 1 Taf.

Zimmermann, W., 1919. Epipactis (Cephalanthera) alba × longifolia. Allg. bot. Ztschr. **23**. S. 42—43.

b) Tiere.

Ackert, J. E., 1916. On the effect of selection in Paramecium. Genetics. **1**. S. 387—407.

Arens, 1919. Bastardierungsversuche bei Salmoniden. Allg. Fischereizeitung. S. 120—121.

Armbruster, L., 1919. Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. Bienen- und Wespengehirne, neu verglichen und als Maß benutzt in Fragen der Stammes- und Staatengeschichte sowie Vererbung und Genogenese. Arch. Bienenkunde. **1**. S. 1—40. 3 Taf. 9 Textf.

Bellamy, A. W., 1917. Studies of inheritance and evolution in Orthoptera IV. Journ. Genetics. **6**. S. 55—70. 1 Taf.

Bischoff, H., 1919. Über einen Fall von scheinbarem lateralem Gynandromorphismus bei Perincura rubra. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 70—71.

Bouvier, E. L. et **d'Emmerez de Charmoy**, 1919. Mutation d'un Caridine en Ortmannie et observations générales sur les mutations évolutives des Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 317—321.

Brehm, V., 1919. Über geschlechtsbegrenzte Speziesmerkmale bei Süßwasserorganismen und deren eventuelle experimentelle Aufklärung durch das Mendelsche Spaltungsgesetz. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 4—8.

Bridges, C. B., 1918. Maroon, a recurrent mutation in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sc. **4**. S. 316—318.

Bridges, C., 1919. The genetics of purple eye color in Drosophila. Journ. exper. Zool. **28**. S. 265—306.

Bridges, C., 1619. Specific modifiers of eosin eye color in Drosophila melanogaster. Journ. exper. Zool. **28**. S. 337—384.

Bridges, C. B., 1919. Vermilion deficiency. Journ. General Physiology. **1**. S. 645—656.

Bridges, C. B. and **Mohr, O. L.**, 1919. The inheritance of mutant character „vortex". Genetics. **4**. S. 283—306.

Boveri, Th., 1918. Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen (Seeigelbastarde. Arch. Entw.-Mech. **44**. S. 417—471. 3 Taf.

Castle, W. E., 1919. Studies in heredity in rabbits, rats and mice. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 288. 56 S. 3 Taf. 5 Textf.

Castle, W. E. and **Wright, S.**, 1916. Studies in inheritance in guinea pigs and rats. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 241 (paper No. 26 Station for exp. Evolution). 192 S. 7 Taf. 7 Textf.

Castle, W. E. An expedition to the home of the guinea-pig and some breeding experiments with material there obtained. S. 1—55.

Wright, S An intensive study of the inheritance of color and of coat characters in guinea pigs, with special reference to graded variations. S. 57—160.

Castle, W. E. Further studies of piebald rats and selection, with observations on gametic coupling. S. 161—192.

Cole, L. J. and **Kelley, F. J.**, 1919. Studies on inheritance in pigeons III. Description and linkage relations of two sex linked characters. Genetics. **4**. S. 183—203.

Cole, L. J. and **Kirkpatrick, W. F.**, 1915. Sex ratio in pigeons together with observations in the laying, incubation and hatching of the eggs. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **1**. S. 354—359.

Danforth, C., 1919. Evidence that germ-cells are subject to selection on the basis of their genetic potentialities. Journ. exp. Zool. **28**. S. 385 bis 412.

Davenport, C. B., 1917. Inheritance of stature. Genetics. **2**. S. 313—389.

Detlefsen, J. A., 1918. Fluctuations of sampling in a Mendelian population. Genetics. **3**. S. 599—609.

Detlefsen, J. A. and **Roberts, E.**, 1918. On a back cross in mice involving three allelomorphic pairs of characters. Genetics. **3**. S. 573—599.

Franqué, O. v., 1919. Innere Sekretion des Eierstocks. Biol. Centralbl. **39**. S. 193—201.

Frateur, J. L., 1919. La nature de la Télégonie. C. R. Soc. Biologie. **82**. S. 883—884.

Fritsch, G., 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. **50**. S. 1—11.

Goldfarb, A. J., 1917. Variability of eggs and sperm of sea-urchins. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 251 (Papers Dep. Marine Biol. XI). S. 71—87.

Goldschmidt, R., 1919. Intersexualität und Geschlechtsbestimmung. Biol. Centralbl. **39**. S. 498—512.

Gowen, J. W., 1919. A biometrical study of crossing-over. On the mechanism of crossing-over in the third chromosome of Drosophila melanogaster. Genetics. **4**. S. 205—250.

Goodale, H. und **Macmullen, G.**, 1919. The bearings of ratios on theories of the inheritance of winter egg production. Journ. exper. Zool. **28**. S. 83—124.

Gschwandner, R. und **Rebel, H.**, 1919. Hybriden und Aberrationen bei Saturnia-Arten. Verh. zool. bot. Ges. Wien. **69**. S. (57)—(72).

Haecker, V., 1919. Vererbungsgeschichtliche Einzelfragen IV. Über die Vererbung extremer Eigenschaftsstufen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 145—157.

Harris, J. A. and **Blakeslee, A. F.**, 1918. The correlation between egg production during various periods of the year in the domestic fowl. Genetics. **3**. S. 27—72.

Harris, J. A. Blakeslee, A. F. and **Warner, D. E.**, 1917. The correlation between body pigmentation and egg production in the domestic fowl. Genetics. **2**. S. 36—78.

Harrison, H., 1919. Studies in the hybrid Bistoninae. Journ. Genetics. **8**. S. 259—266. 2 Textf.

Hegner, R. W., 1919. Heredity, variation and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of Arcella dentata. Genetics. **4**. S. 95—150.

Heinzerling, 1919. Vererbung von Gehörnformen. Illustr. Landw. Zeitung. **39**. S. 127. 1 Textf.

Herbst, C., 1919. Über das Farbkleid des Feuersalamanders. Abh. Heidelb. Akad. Wiss. Math. nat. Kl. 7. Abh.

Hertwig, P., 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio. Eine experimentell cytologische Untersuchung. Arch. mikr. Anatomie. **94**. Festschrift f. O. Hertwig. S. 203. 1 Taf.

Herwerden, M. A. van, 1919. De invloed van radiumstralen op de ontwikkeling der eieren van Daphnia pulex. Genetica. **1**. S. 305—320.

Herwerden, M. A. van, 1919. De terugkeer van een sedert zeven jaar verdwenen kenmerk in een cultuur van Daphnia pulex. Genetica. **1**. S. 321—322.

Hindle, E., 1919. Sex inheritance in Pediculus humanus var. corporis. Journ. Genetics. **8**. S. 267—278. 1 Textf.

Hodgkinson, E. E., 1918. Some experiments on the rotifer Hydatina. Journ. Genetics. **7**. S. 187—192.

Hyde, R. R., 1916. Two new members of a sex-linked multiple (sextuple) allelomorph system. Genetics. **1**. S. 535—581.

Hyde, R. R. and **Powell, H. M.**, 1916. Mosaics in Drosophila ampelophila. Genetics. **1**. S. 581—584.

Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance I. The tricolor series in guinea-pigs. Genetics. **1**. S. 287—311.

Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance II. The Basset Hound. Genetics. **1**. S. 367—377.

Ibsen, H. L., 1916. Tricolor inheritance III. Tortoiseshell cats. Genetics. **1**. S. 377—387.

Jennings, H. S., 1917. The numerical results of diverse systems of breeding, with respect to two pairs of characters, linked or independent, with special relation to the effect of linkage. Genetics. **2**. S. 97—155.

Joseph, H., 1919. Aberration, Mißbildung und Familienähnlichkeit. Verh. zool. bot. Ges. Wien. **69**. S. (45)—(57). 7 Textf.

Kammerer, P., 1919. Vererbung erzwungener Formveränderungen. Arch. Entw.-Mech. **45**. S. 323—370. 2 Taf.

King, H., 1919. Studies on inbreeding. IV. Journ. exper. Zool. **29**. S. 71 bis 112.

Kirkham, W., 1919. The fate of homozygous yellow mice. Journ. exper. Zool. **28**. S. 125—136. 2 Textf.

Klatt, B., 1919. Keimdrüsentransplantation beim Schwammspinner. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 1—50. 2 Taf.

Latter, O. H., 1914. Clypeal markings of queens, drones and workers of Vespa vulgaris. Biometrika. **10**. S. 201—207.

La Vaulx, R. R. de, L'intersexualité chez un crustacé Cladocère: Daphne Atkinsoni Baird. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 97—99.

Lee, A., 1914. Table of the Gaussian „Tail" functions; when the „tail" is larger than the body. Biometrika. **10**. S. 208—214.

Little, C. C., 1917. The relation of yellow cat color and black-eyed white spotting of mice in inheritance. Genetics. **2**. S. 433—445.

Little, C., 1919. Colour inheritance in cats. Journ. Genetics. **8**. S. 279—290.

Metz, C. W., 1916. Mutations in three species of Drosophila. Genetics, **1**. S. 591—608.

Metz, C. W. and **Bridges, C. B.**, 1917. Incompatibility of mutant races in Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sc. **3**. S. 673—678.

Middleton, A. R., 1918. Heritable effects of temperature differences on the fission rate of Stylonychia pustulata. Genetics. **3**. S. 534—573.

Mohr, O. L., 1919. Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome of Drosophila. Genetics. **4**. S. 275—282.

Moore, C., 1919. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. Journ. exper. Zool. **28**. S. 459—468. 1 Textf.

Morgan, T. H. and **Bridges, C. B.**, 1919. The inheritance of a fluctuating character. Journ. General Physiology. **1**. S. 639—643. 1 Texf.

Morgan, T. H. and **Bridges, C. B.**, 1916. Sex-linked inheritance in Drosophila. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 237. 87 S. 2 Taf. 8 Textf.

Morgan, T. H., Bridges, C. B. and **Sturtevant, A. H.**, 1919. Contributions to the Genetics of Drosophila melanogaster IV parts.

I. Morgan, T. H. and Bridges, C. B. The origin of Gynandromorphs.
II. Bridges, C. B. and Morgan, T. H. The second chromosome group of mutant characters.
III. Sturtevant, A. H. Inherited linkage variations in the second chromosome.
IV. Morgan, T. H. A demonstration of genes modifying the character „Notch".

Publ. Carnegie Inst. Washington Nr. 278. 388 S.

Müller, H. J, 1918. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. Genetics. **3**. S. 422—499.

Nachtsheim, H., 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris Korsch. Arch. mikr. Anatomie. **93** Abt. II f. Zeugungs- u. Vererbgsl. S. 1—140. 4 Taf. 5 Textf.

Nachtsheim, H., 1919. Die Bestimmung des Geschlechts bei Dinophilus. Sitzungsber. Ges. Morphologie und Psysiologie München. **31**. S. 48—55,

Onslow, H., 1919. The inheritance of wing colour in Lepidoptera. Journ. Genetics. **8**. S. 209—258. 2 Taf. 25 Textf.

Pearl, R., 1917. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl XVII. The influence of age upon reproductive ability, with a description of a new reproductive index. Genetics. **2**. S. 417—432.

Riddle, O., 1917. The control of the sex ratio. Journ. Washington Ac. Sc. **7**. S. 319—356.

Riddle, O., 1917. The theory of sex as stated in terms of results of studies in pigeons. Science N. S. **16**. S. 19—24.

Riddle, O., 1918. Further observations of the relative size of the right and left testes of pigeons in health and disease and as influenced by hybridity. Anatomical Record. **14**. S. 285—334.

Riddle, O. and **Harris, J. A.**, 1918. Notes on the relation of blood fat to sex, and on the correlation between blood fat and egg-production in the domestic fowl. Journ. Biol. Chemistry. **34**. S. 161—170.

Ritzman, E. G. and **Davenport, C. B.**, 1914. Family performance as a basis for selection in sheep. Journ. agricult. research. (Washington. Secretary of Agriculture). **10**. S. 93—97.

Safir, S. R., 1916. Buff, a new allelomorph of white eye color in Drosophila. Genetics. **1**. S. 584—591.

Schmid, G., 1919. Zur Variabilität der Clausilia (Alinda) biplicata Mont. Nachr.blatt dtsch. malakozooisch. Ges. S. 24—44.

Schmidt, J., 1919. Racial investigations III. Experiments with Lebistes reticulatus (Peters) Regan. C. R. Laborat. Carlsberg. **14**, Nr. 5. 7 S.

Schmidt, J., 1919. Racial studies in fishes. Journ. Genetics. **8**. S. 147—153.

Schmidt, J., 1919. Racial studies in fishes. II. Diallel crossings with trout (Salmo trutta L.). Journ. Genetics. **9**. S. 61—67.

Seurat, L. G., 1918. Dimorphisme sexuel chez les Nématodes. C. R. soc. Biol. **81**. S. 1099—1101. 3 Textf.

Shull, A. F., 1917. Sex determination in Anthothrips verbasci. Genetics. **2**. S. 480—489.

Stieve, H., 1918. Über experimentell durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhns. Arch. Entw. Mech. **44**. S. 530—588. 10 Textf.

Stoll, N. R. and **Shull, A. F.**, 1919. Sex determination in the white fly. Genetics. **4**. S. 251—260.

Sturtevant, A. H., 1918. An analysis of the effects of selection. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 264. 68 S. 1 Taf. 14 Textf.

Sumner, F. B., 1917. Several color „mutations" in mice of the genus Peromyscus. Genetics. **2**. S. 291—301.

Tower, W. L., 1918. The mechanism of evolution in Leptinotarsa. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 263. VIII u. 340 S. 19 Taf. 156 Textf.

Weldon, W. F. R.'s, 1917. Mice breeding experiments, records of matings. Proposed for press by F. J. W. and K. P. Biometrika. **11**. S. (1)—(60).

Whitney, D., 1919. The ineffectiveness of oxygen as a factor in causing male and female production in Hydatina senta. Journ. exper. Zool. **28**. S. 469—492.

Whiting, P., 1919. Genetic studies on the mediterranean flour-moth Ephestia Kuhniella. Journ. exper. Zool. **28**. S. 413—446. 2 Taf. 1 Textf.

Zorn, W., 1919. Haut und Haar als Rasse- und Leistungsmerkmal in der Landwirtschaftlichen Tierzucht. 48. Flugschr. dtsch. Ges. f. Züchtungskunde. 152 S. 15 Textf.

c) Mensch.

Bachstez, E., 1919. Über eine neue Form familiärer Hornhautentartung. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde. **63**. S. 387. 2 Textf.

Bonnevie, K., 1919. Polydaktyli i Norske Bygdeslegter. Norsk. Mag. f. Laegev. 5 Textf.

Bonnevie, K., 1919. Om Twillingsfödslers Arvelighet. Undersökelse over en norsk Bygdeslegt. Norsk. Mag. f. Laegev.

Broek, A. J. P. v. d., 1916. Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung der kindlichen Schädelform. Korr.blatt dtsch. Ges. Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. **47**. S. 68—70.

Brugsch, T. und **Dresel, K.**, 1919. Renale hereditäre Glykosurie (sog. renale Diabetes). Mediz. Klinik. **15**. S. 972. 1 Textf.

Chapelle, E. H. la, 1918. Dysostose cleidocranienne héréditaire (Diss. Leiden). Rotterdam, J. C. van Vliet. S. 121, 21 S. 7 Taf. 14 Textf.

Classen, K., 1919. Beiträge zum Indogermanenproblem. Korr.blatt dtsch. Ges. Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. **40**. S. 1—7.

Davenport, C. B., 1917. Inheritance of stature. Genetics. **2**. S. 313—390.

Davenport, C. B., 1917. On utilizing the facts of juvenile promise and family history in awarding naval commissions to untried men. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **3**. S. 404—409.

Davenport, C. B., 1917. The effects of race-intermingling. Proceed. Am. Philos. Society. **56**. S. 364—368.

Davenport, C. B. and **Scudder, M.**, 1918. Naval officers: Their heredity and development (Paper No. 29 Stat. Exper. Evolution) Publ. Carnegie Inst. Washington No. 259. IV u. 236 S. 60 Taf.

Godin, P., 1919. Différence de progression de l'indice de croissance dans le sexe masculin et dans le sexe féminin. C. R. Ac. Sc. Paris. **169**. S. 549—551.

Herrmann, G., 1919. Epileptische Anfälle mit typischer vollständig gleichartiger Symptomatologie bei Zwillingen. Mediz. Klinik. **15**. S. 1028. 1 Textf.

Hoffmann, H., 1919. Geschlechtsbegrenzte Vererbung und manisch-depressives Irresein. Zeitschr. ges. Neurologie u. Psychiatrie. **51**. S 336.

Jürgens, L., 1919. Über die Heredität der multiplen Exostosen. Arch. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten. **61**. S. 103. 8 Textf.

Love, A. G. and **Davenport, C. B.**, 1919. A comparison of white and colored troops in respect to incidence of disease. Proc. Nat. Acad. Sciences. **5**. S. 58—67.

Meirowsky, E., 1919. Über die Entstehung der sog. kongenitalen Mißbildungen der Haut. Arch. Dermatologie u. Syphilis. **127**. S. 1. 70 Textf. bezw. Stammbäume.

Meirowsky, E., 1919. Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut. W. Braumüller, Wien u. Leipzig. 192 S. 8°. 70 Textf.

Mohr, O. L. and **Wriedt, Chr.**, 1919. A new type of hereditary brachyphalangy in Man. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 295 (paper No. 31 Stat. exper. Evolution). 64 S. 7 Taf. 5 Textf.

Paulsen, J., 1918. Die Pigmentarmut der nordischen Rasse, eine konstitutionelle Abartung infolge Domestikation. Korr.blatt dtsch. Ges. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte. **49**. S. 12—25.

Schott, 1919. Über die Ursachen des Schwachsinnes im jugendlichen Alter. Arch. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten. **61**. S. 195.

Schwoerer, M., 1918. Zur Kraniologie der Malayen. Korr.blatt dtsch. Ges. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte. **49**. S. 76—79.

Steiner, Conrad, 1919. Über konstitutionelle Minderwertigkeit des Gehörorgans (Beiträge zur klinischen Konstitutionspathologie IV). Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre. **4**. S. 297.

Weber, F. P., 1919. The Occurrence of clubbed fingers in healthy persons as a familiar peculiarity. The British Medical Journal. No. 3064. S. 379.

Wilde, P. A. de, 1919. Verwantschap en erfelijkheid bij doofstomheid en retinitis pigmentosa (Diss. Amsterdam). Amsterdam, F. van Rossen. 91 S.

III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

a) Pflanzen.

Arber, A., 1919. Aquatic angiosperms: the significance of their systematic distribution. Journ. Botany. **57**. S. 83—86.

Becker, J., 1919. Serologische Untersuchungen auf dem Gebiet von Pflanzenbau und Pflanzenzucht. Landw. Jahrb. **53**. S. 245—276.

Bessey, E. A., 1917. The phylogeny of the grasses. Ann. Rep. Michigan Ac. Sc. **19**. S. 239—245.

Fischer, H., 1919. Apogamie bei Farnbastarden. Ber. dtsch. bot. Ges. **39**. S. 286—293.

Engelbrecht, T. H., 1917. Über die Entstehung des Kulturroggens. Festschr. f. Eduard Hahn. Stuttgart. S. 17—21.

Helweg, L., 1916. De danske Barresstammer, deres Afstamning og Kulturhistorie. Tidsskr. Planteavl. **23**. S. 289—339.

Kempton, J. H., 1919. The ancestry of maize. Journ. Washington Ac. Sc. **9**. S. 3—12.

Killermann, S., 1919. Die Herkunft des Kalmus (Acorus calamus L.). Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 633—637. 1 Textf.

Killermann, S., 1919. Zur Geschichte der Kakteen. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 665—668. 1 Textf.

Lingelsheim, A., 1919. Über die Stammpflanze der Eschenmanna. Apotheker-Zeitung. Nr. 22. 1 S.

Lohr, P. J., 1919. Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Rec. trav. bot. néerl. **16**. S. 1—59.

MacDougal, D. T. and **Spoehr, H. A.**, 1918. The origination of xerophytism. Plant World. **21**. S. 245—249.

Murbeck, 1918. Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2. **14**. 58 S. 10 Textf.

Reichert, E. T., 1914. The differentiation and specificity of starches in relation to genera, species etc. Publ. Carnegie Inst. Washington. 2 Bd. XVII u. 900 S. 612 Microphot. 400 Taf.

Sakamura, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der Triticum-Arten. Bot. Mag. Tokyo. **32**. S. 150—153.

Salisbury, E. J., 1919. Variation in Eranthis hyemalis, Ficaria verna and other numbers of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. Ann. Botany. **33**. S. 47—79. 10 Taf. 20 Textf.

Schellenberg, G., 1919/20. Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Habilitationsschrift Kiel. Beihefte z. Bot. Centralbl. **37**. 1. Abt. S. 1—39.

Schüepp, O., 1919. Die Formen des Laubblattes, ihre Entstehung und Umbildung. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 585—591. 2 Textf.

Schürhoff, P. N., 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 161—169.

Schwerin, F., Grf. v., 1919. Der weißbunte Acer Negundo und Mimikry. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. S. 188—189.

Schwerin, F., Grf. v., 1919. Angeblicher Atavismus bei Liriodendron. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. S. 135—143.

Vierhapper, F., 1919. Über echten und falschen Vikarismus. Oesterr. bot. Ztschr. **68**. S. 1—22.

Wieland, G. R., 1918. The origin of dicotyls. Science N. S. **48**. S. 18—21.

b) Tiere.

Alverdis, F., 1919. Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. Biol. Centralbl. **39**. S. 385—400.

Armbruster, L., 1919. Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. Arch. Bienenkunde. **1**. S. 1—40.

Bolk, L., 1919. Ontogenetische Studien III. Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Jena, Fischer. 38 S. 8°. 22 Textf.

Antonius, O., 1919. Die Abstammung der Hausrinder. Die Naturwissenschaften. **7**. S. 781—789.

Borner, C., 1919. Stammesgeschichte der Hautflügler. Biol. Centralbl. **39**. S. 145—186.

Carlgren, O., 1918. Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2. **14**. S. 1—40. 1 Taf. 25 Textf.

Davis, D., 1919. Asexual multiplication and regeneration in Sagartia luciae Verr. Journ. exper. Zool. **28**. S. 161—264. 10 Taf.

Driesch, H., 1919. Studien über Anpassung und Rythmus. Biol. Centralbl. **39**. S. 433—462.

Falz-Fein, F. v., 1919. Über das letzte Auftreten des Wildpferdes. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 196—206.

Franz, V., 1919. Die Augendrüsen der Wirbeltiere. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 649—654.

Gans, H., 1915. Banteng und Zebu und ihr gegenseitiges Verhältnis. Diss. Halle.

Gerth, H., 1919. Über die Entwicklung des Septalapparates bei den paläozoischen Rugosen und bei lebenden Korallen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 201—215.

Gould, H., 1919. Studies on sex in the hermaphrodit mollusc Crepidula plana. III. Journ. exper. Zool. **29**. S. 113—120. 1 Textf.

Hansen, H., †, 1919. Anatomie und Entwicklung der Cyklostomenzähne unter Berücksichtigung ihrer phylogenetischen Stellung. Jenaische Ztschr. f. Naturw. **56**. 1919. S. 85—118. 4 Taf. 7 Textf.

Hilzheimer, M., 1917. Der ägyptische Ur. Stuttgart, Festschrift für Eduard Hahn. S. 9—16.

Huene, F. v., 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. Zeitschr f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **22**. S. 209—212.

Jordan, H., 1919. Die Phylogenese der Leistungen des zentralen Nervensystems. Biol. Centralbl. **39**. S. 462—474.

Koch, M. L. and **Riddle**, O., 1918. The chemical composition of the brain of normal and ataxic pigeons. Am. Journ. Physiology. **47**. S. 124 bis 136.

Kooiman, H. N., 1918. Over de beteekenis van het kruisen van individuen, behoorend tot verschillende Linné'sche soorten, voor het ontstaan onzer huisdieren. Arden. VII. S. 108—114.

Matschie, P., 1919. Neue Ergebnisse der Schimpansenforschung. Ztschr. f. Ethnologie. **51**. S. 62—81.

Moore, C., 1919. On the physiological properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. Journ. exper. Zool. **28**. S. 137—160. 5 Textf.

Reimers, J. H. W. T., 1918. De studie der afstammingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. Cultura. **30**. S. 328—353. 10 Tab.

Riddle, O., 1918. A demonstration of the origin of two pairs of female identical twins from two ova of high storage metabolism. Journ. Exp. Zoology. **26**. S. 227—254.

Růžička, V., 1919. Restitution und Vererbung. Experimenteller, kritischer und synthetischer Beitrag zur Frage des Determinationsproblems. Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmechanik d. Organismen. Leipzig, Julius Springer. Heft 23. 67 S.

Schulze, P., 1918. Das Verhalten artfremder und artgleicher Gallen beim räumlichen Zusammentreffen und andere Mitteilungen über Gallen. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. S. 371—379. 7 Textf.

Stieve, H., 1919. Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. Entw.-Mech. **45**. S. 455—497. 1 Taf. 7 Textf.

Tower, W. L., 1918. The mechanism of evolution in Leptinotarsa. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 263. VIII u. 340 S. 19 Taf. 156 Textf.

Wirén, E., 1918. Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. Zoologische Bidrag från Uppsala (Zoologische Beiträge aus Uppsala). VI. S. 41—181. 8 Taf. 40 Textf.

c) Mensch.

Fritsch, G., 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. **50**. S. 1—11.

Haberlandt, A. und **Lebzeller, V.**, 1919. Zur physischen Anthropologie der Albanesen. Arch. Anthropologie. **17**. S. 121.

Keith, A., 1919. The differentiation of mankind into racial types. (Opening adress Brit. Ass. Bournmouth). Nature. **104**. S. 301—305.

Schiefferdecker, P., 1919. Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. Biol. Centralbl. **39**. S. 421 bis 432.

Siemens, H. W., 1919. Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. Zeitschr. f. angew. Anatomie und Konstitutionslehre. **4**. S. 278—291.

IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

a) Pflanzen.

Burgeff, H., 1920. Über den Parasitismus von Chaetocladium und die heterocaryotische Natur der von ihn auf Mucorineen erzeugten Gallen. Zeitschr. f. Bot. **12**. S. 1—35.

Hance, R. T., 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in Oenothera scintillans de Vries. Genetics. 3. S. 225—275.

Kihara, K., 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. Speciesbastarde des Weizens und Weizenroggenbastard. Tokyo Botan. Magaz. **32**.

Nothnagel, M., 1918. Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain Liliaceae. Bot. Gaz. **66**. S. 143—161.

Rosenberg, O., 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung Crepis. Ark. för Botan. 16 S. 6 Textf.

Sakamura, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der Triticumarten. Bot. Mag. Tokyo. **32**. S. 150—153.

Sax, K., 1919. The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics. **3**. S. 309—327.

Schacke, M. A., 1919. A chromosome difference between the sexes of Sphaerocarpus texanus. Science N. S. **49**. S. 218—219.

Schürhoff, P. N., 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**. S. 161—169.

Weatherwax, P., 1919. Gametogenesis and fecundation in Zea Mays as the basis of xenia and heredity in the endosperm. Bull. Torrey Bot. Club. **46**. S. 73—90. 2 Taf. 2 Textf.

Winge, O., 1919. On the relation between number of chromosomes and number of types in Lathyrus especially. Journ. Genetics. 8. S. 133 bis 138. 1 Taf.

b) Tiere.

Bridges, C. B., 1916. Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity (concluded). Genetics. **1**. S. 107—163.

Bridges, C. B., 1919, Vermilion deficiency. Journ General Physiology. **1**. S. 645—656.

Hertwig, P., 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von Rhabditis pellio. Eine experimentell cytologische Untersuchung. Arch. mikr. Anatomie, **94**, Festschr. f. O. Hertwig. S. 203. 1 Taf.

Jordan, H. E., 1914. The spermatogenesis of the Mongoose: and a further comparative study of Mammalian spermatogenesis, with special reference to sex chromosomes. Publ. Carnegie Inst. Washington No. 182 (Papers Tortugas Laboratory V). S. 163—180. 1 Taf. 9 Textf.

Mohr, O. L., 1919. Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei Locusta viridissima. Archives de Biologie. **29**. S. 579—752. 5 Taf.

Morgan, T. H., 1919. The basis of genetics. New York, London, Lippincutt. 500 S.

Morgan, T. H., **Bridges**, C. B. and **Sturtevant**, A. H., 1919. Contributions to the Genetics of Drosophila melanogaster. IV parts (vergl. unter II b). Publ. Carnegie Institution Washington. No. 278. 388 S.

Nachtsheim, H., 1919. Die Analyse der Erbfaktoren bei Drosophila und deren cytologische Grundlage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **20**. S. 118—158. 12 Textf.

Nachtsheim, H., 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris Korsch. Arch. mikr. Anatomie. **93**. Abt. II für Zeugungs- u. Vererbgsl. S. 1—140. 4 Taf. 5 Textf.

Sturtevant, A. H., 1917. Crossing over without chiasmotype? Genetics. **2**. S. 301—305.

Sturtevant, A. H., **Bridges**, C. B. and **Morgan**, T. H., 1919. The spatial relations of genes. Proc. Nation. Acad. Sc. **5**. S. 168—173.

V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

a) Pflanzen.

Amend, F. W., 1919. Untersuchungen über den flämischen Roggen unter besonderer Berücksichtigung des flämischen Landroggens und seiner Züchtung. Landw. Jahrbücher. **52**. S. 615. 1 Taf.

Anonymus, 1919. Zur Frage des Anbaus und der Akklimatisation der Soja in Deutschland. Dtsch. landw. Presse. **46**. S. 438.

Appel, A., 1918. Über die Anfälligkeit und Widerstandsfähigkeit verschiedener Kartoffelsorten gegen Krebs. Arb. Ges. Förderung d. Baus u. d. wirtschaftl. zweckmäß. Verw. Kart.-

Brown, B. S., 1918. Fruiting of appletrees every other year. Journ. Heredity. **9**. S. 308—310. 3 Textf.

Christie, M., 1917. Föredlingsarbeidet med vaarsad, erser og poteter 1905—16. Beretning om Statens forsöksgaard paa Hedemarken 1916. Kristiania Norwegen. S. 5.

Cohen Stuart, C. P., 1919. A basis for tea selection 1. division. Bull. Jardin botan. de Buitenzorg. 's Lands Plantentuin 3. série. **1**. S. 193—320.

Fruwirth, C., 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung Band III. Die Züchtung von Kartoffel, Erdbirne, Lein, Hanf, Tabak, Hopfen, Buchweizen, Hülsenfrüchten und kleeartigen Futterpflanzen. P. Parey, Berlin. 3. gänzlich umgearb. Aufl. XVI u. 240 S. 45 Textf.

Heribert-Nilsson, N., 1919. Rågförädlingens metodik och principer. Nordisk Jordbrugsforskning. **1**. S 4—9.

Honing, J. A., 1918. Selectieproeven met Deli tabak. II. Mededeelingen Deliproefstation Medan. Tweede Serie, No. II. 84 S.

Honing, J. A., 1919. Selectieproeven met Deli-tabak. III. Mededeelingen Deliproefstation Medan. Tweede Serie, No. VI. 25 S.

Honing, J. A., 1919. Selectie-proeven met Deli-tabak. Teysmannia. **30**. S. 1—11. 2 Taf.

Kalt, B. und **Seelhorst**, v., 1919. Zu dem angeblich „raschen Entarten eines Dickkopfweizens". Dtsch. Landw. Presse. S. 275—278.

Kiessling, L., 1919. 11. Bericht der Bayer. Landessaatzuchtanstalt in Weihenstephan (1914—18). Landw. Jahrbuch Bayern. **9**.

Killer, J., 1919. Über die Umzüchtung reiner Linien von Winterweizen in Sommerweizen. Journ. f. Landwirtsch. **67**. S. 59—62.

Kober, F., 1910. Schlüssel zur Lösung der Rebenhybridenfrage. Wien, C. Gerold 42 S. gr. 8.

Koch, L., 1918. Verdere onderzoekingen betreffende de praktijkwaarde van de lijnenselectiemethode, mede in verband met het gemengd planten van variëteiten. Teysmannia. **29**. S. 389—423.

Krause, F., 1919. Zur Samenbestimmung der Arten und Varietäten von Brassica und Raphanus. Landw. Jahrb. **54**. S. 321—336. 4 Taf.

Mandekic, V., 1918. Beitrag zur Züchtung des Mais (tschech.). Gospodarska smotra. **1**—**4**.

Müller, K., 1918. Rebenzüchtung und Anbau widerstandsfähiger Reben. Mitt. d. d. Landw. Ges. **33**. S. 508—509.

Rutgers, A. A. L., 1919. Selectie en uitdunning. Arch. Rubbercultuur. **3**. S. 105—123.

Salmon, E., 1917. Improving Hops in England through crossing and selection. Journ. Instit. of Brewing. **23**. S. 60—82.

Schubart, P., 1918. Blutauffrischung in der Zuckerrübensamenzucht. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **6**. S. 209—215. 1 Textf.

Sirks, M. J., 1919. Raszuiverheid en fokzuiverheid. Genetica. **1**. S. 539—552.

Tschermack, E. v., 1918. Steigerung der Ertragsfähigkeit der Tomaten durch Bastardierung in der ersten Generation. Nachrichten dtsch. Landw. Ges. f. Österreich. S. 425—426.

b) Tiere.

Baur, E., und **Kronacher, C.**, 1919. Gibt es konstante intermediäre Rassenbastarde in der Schafzucht. Dtsch. Landw. Presse. **46**. S. 713—714.

Bilek, F., 1919. Zur Geschichte der ursprünglichen Ziegenrassen in Böhmen. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 17—32. 7 Textf.

Duerden, J., 1919. Crossing of the North african and South african Ostrich. Journ. Genetics. **8**. S. 155—198. 1 Taf. 2 Textf.

Frölich, G., 1919. Über Abstammung und Inzucht an der Hand der wichtigsten Blutlinien des weißen deutschen Edelschweines. Ammerländer Zucht. Dtsch. landw. Tierzucht. **23**. S. 69—71, 76—78, 83—85.

Gaede, 1919. Vererbungsstudien und züchterische Betrachtungen über die 67. Zuchtviehauktion des Verbandes für die Zucht des schwarzbunten Tieflandrindes in der Provinz Sachsen. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 81—83, 90.

Grunau, H., 1919. Die Überbildung beim Schweine und deren Nachteile bei hochgezüchteten und bei primitiven Rassen. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 1—16.

Hanne, R., 1919. Die Veredelung der Landeszucht durch gute Vatertiere. Dtsch. Landw. Tierzucht. **23**. S. 135—136.

Kronacher, C., 1919. Beitrag zur Erbfehlerforschung in der Tierzucht mit besonderer Berücksichtigung des Rorens beim Pferde. 46. Flugschr. dtsch. Ges. Züchtungskunde. 32 S.

Reimers, J. H. W. Th., 1918. De studie der afstammelingen, der bloedlynen en de karakteristiek van onze rundveerassen. Cultura. **30**. S. 328—353.

Schmehl, R., 1919. Zuchtstudien in einer deutschen Stammschäferei. Jahrb. Tierzucht. **12**. S. 33—44.

Schmidt, J., 1919. Der Zeugungswert des Individuums, beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung (übers. a. d. dän. Manuskr.). 47. Flugschr. Dtsch. Ges. Züchtungskunde. 31 S.

Stanjek, P., 1919. Das schlesische Rotvieh und seine Blutlinien. Jahrb. Tierzucht. S. 68—142. 11 Textf.

Ulmansky, S., 1917. Die andalusische Rinderrasse. Mitt. landw. Lehrkanz. Hochsch. Bodenkultur. **3**. S. 457—546. 14 Taf. 3 Textf.

Vryberg, B., 1917. Rindviehzucht in Niederl. Ostindien. Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. **11**. S. 117—132.

Wriedt, Ch., 1919. Die Maultierfüchse und ihre Beziehung zur modernen Vererbungslehre. Jahrb. Tierzucht. **12**, S. 143—144.

Wriedt, Ch., 1919. Über die Vererbung der Ohrenlänge beim Schafe. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **20**. S. 262—263.

Zander, E., 1919. Die Vererbung bei der Honigbiene. Dtsch. Landw. Presse. S. 162—163.

Zander, E., 1919. Züchterische Bestrebungen zur Veredelung der Honigbiene. 45. Flugschr. dtsch. Ges. f. Züchtungskunde.

c) Mensch.

Bartels, A., 1920. Rasse und Volkstum. Ges. Aufs. z. nationalen Weltanschauung. Weimar, A. Duncker. 320 S. gr. 8°.

Fischer, E., 1919. Rassenprobleme in Spanien. Spanien, Zeitschr. f. Auslandskunde. S. 22—27.

Hauser, O., 1915. Rasse und Rassefragen in Deutschland. Weimar, A. Duncker. 134 S. gr. 8°.

Hauser, O., 1916. Die Germanen in Europa. Weimar, A. Duncker. 162 S. 8°.

Hauser, O., 1917. Genie und Rasse (I. Altertum). Weimar, A. Duncker. 123 S. 8°.

Muckermann, H., 1919. Die Erblichkeitsforschung und die Wiedergeburt von Familie und Volk. Stimmen der Zeit. **97**. S. 115—132.

Tammes, T., 1919. De leer der erffactoren en hare toepassing op den mensch (Inaugureele rede). Groningen-den Haag, J. B. Wolters. 24 S.

Westenhöfer, 1920. Die Aufgaben der Rassenhygiene (des Nachkommenschutzes) im neuen Deutschland. Veröff. a. d. Gebiete d. Medizinalverwaltung. **10**. S. 80—116.

Paläontologische Literatur.

1. Allgemeines.

Bubnoff, S. von, 1919, Über einige grundlegende Prinzipien der paläontologischen Systematik. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **21**. S. 159 bis 168.

Clarke, F. W. und **Wheeler**, W. C., 1917. The inorganic constituents of marine Invertebrates. U. S. Geol. Surv. Washington Prof. Pap. 102.

Cossmann, M., 1916. Essais de paléoconchologie comparée. Livr. XI. Paris. 11 Taf.

Meunier, St., 1918. La géologie biologique. Paris. Mit zahlr. Abb.

Walther, Joh., 1919. Allgemeine Palaeontologie. 1. Teil: Die Fossilien. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

Wilckens, O., 1919. Stammgarben. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **20**. S. 241—261.

2. Faunen.

Adaro, L. de, 1916. Criaderos de hierro de Asturias. Mem. del. Inst. Geolog. de Espana. 676 S. zahlr. Abb.

Arobú, N., 1916. Existence de la faune à Hipparion dans le Sarmatien du bassin de la mer de Mármara et ses consequences pour la classification du Neogène dans l'Europe sud-orientale. C. R. de l'Acad. de sci. de Paris.

Bassler, R, S., 1916. Bibliographic Index of American Ordovician and Silurian Fossils. 2 Bände. Washington. 521 S.

Bellini, R., 1917. Alcune note sui depositi fossiliferi delle Regione Flegrea. Neapel.

Böhm, Joh., 1919. Patella Wünschmanni nov. sp. und die Fauna des Ilsenburgmergels bei Wernigerode. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. Monatsber. S. 81—85. 2 Textf.

Böhm, Joh., 1919. Zur Fauna des Emscher bei Soest. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 86—88.

Bolton, Herb., 1915. The fauna and stratigraphie of the Kent Coalfield. 8°. London.

Branson, E. B., 1916. The Lower Embar of Wyoming and its Fauna. Journ. of Geology. Chicago. **24**. S. 639—664. Taf. 1—6. 6 Textf.

Buckman, S. S., 1918. Jurassic Chronology: I. Lias. Quart. Journ. Geol. Soc. London. **73**. S. 257—325. Taf. 26—31.

Cereceda, D., 1917. Acerca de la edad sarmatiense de los lignitos de La Alcarria. Bol. S. C. H. Nat.

Chapman, F. und **Etheridge, R. Jr.**, 1917. Palaeontological contributions to the geology of Western Australia, Series 6. No. 11 und 12. West-Australia geol. Surv. Perth Bull. **72**. 15 Tab. 1 Karte.

Cossmann, M., 1907—1916. Etudes lur le Charmouthien de la Vendée. Paris. 8 Taf.

Cossmann, M., 1907—1916. Le Barrémien urgoniforme de Brouzet les Alois (Gard.). Paris. 11 Taf.

Dalloni, 1916. Le Dartonien marin dans les Pyrénées. C. R. de l'Acad de Sci. de Paris.

Deperet, Ch. und **Gentil, L.**, 1917. Sur une faune miocène supérieure marine (Sahelienne) dans le R'orb (Maroc occidental). C. R. de l'Acad. de Sci. de Paris.

Dollfus, G. F., 1916. Etude sur la Molasse de l'Armagnac. Bull. Soc. géol. de France. 2 Taf. Zahlr. Fig.

Ellis, D., 1915. Fossil Micro organisms from the Jurassic and Cretaceous Rocks of Great Britain. Proc. Royal Soc. Edinburgh 1914/15. **35**. S. 110—132. 2 Taf. 21 Textf.

Fallot, P., 1916. Sur la présence de l'Aptien dans la Sa de Majorque (Baleares). C. R. de l'Acad. de Sci. de Paris.

Faura y Saas, 1917. Caracterizacion de la faune briozoaria del Maestrichienze en el monte Perdido (Pirineos Centrales del Alto Aragón). Bol. S. Esp. de Hist. Nat.

Fischli, H. und **Weber, J.**, 1916. Molassepetrefakten aus Winterthurs Umgebung. Mitteil. naturf. Ges. Winterthur. **11**. 11 S.

Fritzsche, H., 1919. Eine Fauna aus Schichten der Kreidetertiärgrenze in der argentinischen Cordillere des südlichen Mendoza. Centralbl. f. Min. etc. S. 359—369.

Fuchs, A., 1919. Devonfauna der Verse- und Hobräcker-Schichten des sauerländischen Faciesgebietes. Berlin. 5 Taf.

Gabb, W., 1917. Santo Domingo type sections and fossils. Bull. Amer. Paleont. **5**. 296 S. 42 Taf.

García de Cid, F., 1916. Hallazgo de formaciones lacustres pliozénicas en Montroig (Tarragona). Bol. S. Esp. de Hist. Nat.

Gerber, Ed., 1915. Revision der Liasversteinerungen von Bodmi und Lettenalp am Nordwestabhang des Sigriswilergrates. Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern. S. 248—262.

Gothan, W. und **Zimmermann**, E., 1919. Pflanzliche und tierische Fossilien der deutschen Braunkohlenlager. Halle.

Gottschick, F. und **Wenz**, W., 1916. Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. Nachr.blatt der dtsch. malakozool. Ges. Frankfurt a. M. S. 17—32, 55—92, 97—113. Taf. 1.

Hennen, R. V. und **Reger**, D. B., 1914. Report on Logan and Mingo Counties. With Part IV, Paleontology, by U. Armstrong Price. West Virginia Geol. Surv., County Reports, Morgantown 1915.

Hinds, H. und **Greene**, F. C. 1915. The Stratigraphy of the Pennsylvanian Series in Missouri. With a chapter on Invertebrate Paleontology, by G. H. Girty. Missouri Bureau of Geol. and Mines. **13**. 2. ser. Rolla.

Illing, V. Chs., 1916. The Paradoxidian Fauna of a part of the Stockingford Shales. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 386—448. Taf. 28—38. 1 Texttab.

Jensen, Ad. S., 1917. Quaternary fossils collected by the Danmark Expedition. Medd. om Gronl. **43**. S. 619—632.

Kilian, A., 1915. Contribution à l'étude des faunes paléocrétacées du sud-est de la France. 300 S. mit Taf.

Kindle, E. M., 1915. Notes on the Geology and Palaeontology of the Lower Saskatchewan River Valley. Canad. Dep. of Mines, Mus. Bull. **21**. No. 1576, Geol. Surv., Geol. Ser. No. 30. Ottawa.

Leuchs, K., 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss. S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.

Lisson, C. J., 1915. Edad de los fosiles Peruanos. Escuela de Ingenieros, Lima.

Lull, R. S., 1915. Triassic life of the Connecticut Valley. Connecticut Geol. and Nat. Hist. Surv., Bull. **24**. Hartford.

Lüthy, J., 1918. Geologie und Paläontologie von Peru. Genf. 91 S. 5 Taf. 29 Textf.

Magnair, P., 1917. The Hurlet Sequence in the Cast of Scotland and the Abden Fauna as an Index to the Position of the Hurlet Limestone. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **37**. S. 173—209. 1 Taf. 4 Textf.

Marshall, P., 1916. Additional fossils from Target Gully, near Oamaru. Transact. New Zealand Inst. Wellington. **49**.

Marshall, P., 1917. The Tertiary Molluscan fauna of Pakanrangi Point, Kaipara Harbour. Transact. New Zealand Inst. Wellington. **50**.

Martin, K., 1917. Over de miocene fauna van het West-Progogebergte. Verslag v. d. gew. vergadering d. wis.- en natuurk. afdel. v. d. kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. **26**. no. 2. S. 139—144.

Martin, K., 1917. Over zoogenaamd oligoceene versteeningen van Celebes. Verslag v. d. gew. vergadering d. wis.- en natuurk. afdel. v. d. kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. **26**. S. 145—151.

Martin, K., 1917. Die altmiozäne Fauna des West-Progogebirges auf Java. B. Scaphopoda, Lamellibranchiata, Rhizopoda, Allgemeiner Teil. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 261—296 m. Abb.

Martin, K., 1917. Bemerkungen über sogenannte oligozäne Versteinerungen von Celebes. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 299—308.

Maury, C. J., 1918. Santo Domingan paleontological explorations (Ref.). Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 224—226.

Morgan, J. de, 1916. Observations sur la Stratigraphie et la Paléontologie du Falconien de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 5 Taf. 62 Textf.

Newton, R. B., 1916. On a fossiliferous Limestone from the North Sea. Quart. Journ geol. soc. London. **72**. S. 7—22. Taf. II.

Oswald, F., 1914. The Miocene Beds of the Victoria Nyanza and the geology of the Country between the Lake and the Kisii Highlands. With an Appendix on the Vertebrate Remains, by Chs. W. Andrews, and an Appendix on the Non-Marine Mollusca, by R. B. Newton. Quart. Journ. geol. soc. London. **70**, S. 128—198. Taf. 20—30. 3 Textf.

Oßwald, Kurt, 1918. Mesozoische Conulariiden. Centralbl. f. Min. usw. S. 337—344. 4 Textf.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

Rollier, L., 1917. Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires (mésozoiques) du Jura et des contrées environnantes. Genf. T. **6**. 8 Taf. 6 Textf.

Schröder, R., 1915. Die Conchylien des Münchener Gebiets vom Pleistocaen bis zur Gegenwart. Nachrblatt d. deutsch. malakozool. Ges. Frankfurt a. M. S. 97—195.

Sinclair, W. J. und **Granger, W.**, 1914. Paleocene deposits of the San Juan Basin, New Mexico. Bull. Am. Mus. Nat. History. **33**. S. 297 bis 316. Taf. 20—27. 2 Textf.

Stauffer, Cl. R., 1918. Descriptions of some new species of Devonian Fossils. Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 555—560. 3 Taf.

Stehn, E., 1920. Vorläufige Mitteilung über das Callovien und seine Fauna in Südamerika. Centralbl. f. Min. usw. S. 45—49.

Trechmann, Chs. T., 1917. The Trias of New Zealand. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 165—246. Taf. 17—25.

Vaughan, Arth., 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—52. Taf. 1—7.

Weber, H. A., 1919. Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviatile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas. Abh. naturw. Ver. Bremen. **24**. H. 1. S. 189—268. 2 Textf. 2 Übersichten. 1 Textfossiltaf. 2 Schlußtaf.

Weller, S., 1916. Description of a Ste. Genevieve Limestone Fauna from the Monroe County, Illinois. Contrib. fr. Walker Museum, Chicago. **1**. Nr. 10.

Woods, H., 1917. The Cretaceous Faunas of the North-Eastern Part of the South Island of New Zealand. New Zealand Geol. Surv. Wellington, Palaeont. Bull. **4**.

Želízko, J. V., 1916. Nová fauna ze spodnítu siluru od Rožmitálu. Rozpravy České Akad. Prag. II. Kl. **25**. 4 S. 1 Taf.

Želízko, J. V., 1917. Neue untersilurische Fauna von Rozmital in Böhmen. Bull. intern. de l'Acad. des Sci. de Bohême. Nr. 21. II. Kl. Prag. **25**. 4 S. 1 Taf.

3. Foraminiferen.

Cooke, C. W. und **Cushman, J. A.**, 1918. Orbitoid Foraminifera of the genus Orthophragmina from Georgia and Florida. U. S. Geol. Surv. Wash. Prof. Pap. 108 G.

Cushman, J. A., 1918. Some Pliocene and Miocene Foraminifera of the Coastel Plain of the United States. U. S. Geol. Surv. Wash. Bull. 676.

Davis, E. T., 1919. The Radiolarian Cherts of the Franciscan group. Berkeley.

Douvillé, H., 1917. Les Orbitoides de l'île de la Trinité. C. R. Ac. Sc. Paris.

Fischli, H., 1916. Beitrag zur Kenntnis der fossilen Radiolarien in der Riginagelfluh. Mitteil. naturf. Ges. Winterthur. **11**. 4 S.

Girty, G. H., 1914. On the names of American Fusulinas. Journ. of Geology Chicago. **23**. S. 237—242.

Heron-Allen, Edw. und **Barnard, J. E.**, 1919. Application of X-rays to the determination of the interior structure of microscopic fossils, particularly with reference to the dimorphism of the nummulites. Quart. Journ. geol. soc. London. **74**. S. IV—VI.

Lapparent, J. de, 1917. Sur un Foraminifère de la Craie des Alpes et des Pyrenées. Bull. soc. géol. de France.

Oppenoort, W. F. F., 1918. Foraminiferen van de noordkust van Atjeh. Verh. v. h. geol. mijnb. gen. v. Nederland en Koloniën, geol. Ser. Deel II. s' Gravenhage. S. 249—258. Taf. VIII u. IX.

4. Spongien und Coelenteraten.

Canu, F. Les Bryozoaires fossiles des terrains du Sud-Ouest de la France. Bull. soc. géol. de France. **15**. 2 Taf.

Dehorne, J., 1916. Sur un Stromatopore milléporoïde du portlandien. C. R. Ac. Sc. Paris.

Dehorne, J., 1917. Sur un Stromatopore nouveau du Lusitanien de Coimbra (Portugal). C. R. Ac. Sc. Paris. 2 Fig.

Dehorne, J., 1917. Sur une espèce nouvelle de Stromatopore du Calcaire à Hippurites-Actinostroma Kiliani. C. R. Ac. Sc. Paris.

Dietrich, W. O., 1918. Zur Kenntnis des persischen Miocäns (Korallen). Centralbl. f. Min. usw. S. 98—104.

Dietrich, W. O., 1919. Über sogen. Tabulaten des Jura und der Kreide, insbesondere die Gattung Acantharia Qu. Centralbl. f. Min. usw. S. 208—218.

Gregory, J. W. und **French, J. B.**, 1916. Eocene Corals from the Fly River, Central New Guinea. Geol. Mag. London. New Ser. Dec. VI. **3**. S. 481—488, 529—536. Taf. 19—22.

Heinrich, M., 1916. On the structure and classification of the Stromatoporoidea. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 57—60.

Kirste, E., 1919. Die Graptolithen des Altenburger Ostkreises. Mitt. a. d. Osterlande. Naturf. Ges. zu Altenburg, S.-A. S. 60—222. 3 Taf. 6 Textf.

Oppenheim, P., 1919. Über einige Korallen aus dem Eocän von Kosavin (Kroatien). Centralbl. f. Min. usw. S. 312—314.

Parsons, L. M. The Carboniferous Limestone bordering the Leicestershire Coalfield. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 84—109. Taf. 7—11. 4 Textf.

Smith, St., 1916. The genus Lonsdaleia and Dibunophyllum rugosum (McCoy). Quart. Journ. geol. soc. **71**. S. 218—271. Taf. 17—21. 6 Textf.

Smith, St., 1916. Aulina rotiformis gen. et sp. nov. Philipsastraea Hennah (Lonsdale), and Orionastraea gen. nov. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 280—306. Taf. 22—24. 4 Textf.

Vaughan, Arth., 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—62. Taf. 1—7.

5. Echinodermen.

Bather, Fr. A., 1917. The Triassic Crinoids from New Zealand collected by Mr. C. T. Trechmann. Quart. Journ. geol. soc. London. **74**. S. 247 bis 256. 15 Textf.

Checchia-Rispoli, G., 1919. Su alcuni Rhabdocidaris ed in particolar modo sul Rhabdocidaris remiger (Ponzi) sp. del Monte Vaticano (Roma). Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S. 71—82. Taf. IV.

Jackson, R. T., 1918. Fossil echini of the Panama Canal zone and Costa Rica. Smithson. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 103. S. 203—116. Taf. 46—52.

Kirk, E., 1914. Notes on the fossil Crinoid Genus Homocrinus Hall. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **46**. S. 473—483.

Lamber, J., 1916. Note sur quelques échinides de la grande oolithe (Bathonien) et du Callovien du massif de Porto-de-Moz (Portugal). Comm. da Comissão do Serviço Geol. de Portugal. **11**. 20 Abb.

Lanquine, A., 1917. Sur un Ophiuridé du Rhétien des Alpes-Maritimes. Bull. Soc. Geol. de France. 1 Taf. 5 Textf.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

Stefanini, G., 1919. Echinidi cretacei e terziari d'Egitto raccolti da Antonio Figari Bey, parte seconda. Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S. 39—63. Taf. III.

Vadasz, M. E., 1915. Die mediterranen Echinodermen Ungarns. Geologica hungarica. **1**. Fasc. 2. 178 S. Taf. VII—XII.

Weller, S., 1916. 1. Atractocrinus, a new Crinoid Genus from the Richmond of Illinois. — 2. Description of a Ste. Genevieve Limestone Fauna from the Monroe County, Illinois. Contrib. fr. Walker Museum Chicago. **1**. Nr. 10.

Wilson, H. E., 1916. Evolution of the Basal Plates in Monocyclic Crinoidea Camerata. I—III. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 488—510, 533—553, 665—684. Taf. 1—3, 10 Textf.

6. Brachiopoden.

Böse, E., 1916. Contributions to the knowledge of Richthofenia in the Permian of West Texas. Bull. Univers. of Texas. No. 55. 50 S. 3 Taf.

Faura y Sans, 1916. Contribucion a la fauna braquiopódica astiense de Vilacolum. Boll. S. Esp. de H. Nat.

Grönwall, Karl A., 1917. The marine Carboniferous of north-east Greenland and its Brachiopod fauna. Medd. om Grønl. **43**. S. 511—618. 4 Taf.

Hedström, H., 1917. Über einige mit der Schale befestigte Strophomenidae aus dem Obersilur Gotlands. Sveriges geol. undersök., Ser. C. No. 276. Årsbok 10. No. 2. Stockholm. S. 1—12. Taf. I—III.

Morgan, J. de, 1916. Note sur les Mollusques Brachiopodes des Faliens de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 60 Textf.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydwestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

Richter, R., 1919. Zur Färbung fossiler Brachiopoden. Senckenbergiana Frankfurt a. M. **1**. Nr. 3. S. 83—96. 7 Textf.

Vaughan, Arth., 1915. Correlation of Dinantian and Avonian. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 1—52. Taf. 1—7.

7. Mollusken.

Arldt, Th., 1915. Zur Ausbreitung der Land- und Süßwassermollusken. Arch. f. Naturgesch. **81**. Abt. A. 4. Heft. S. 16—84.

Baker, Fr. C., 1918. Post-glacial Molluska from the marls of Central Illinois. Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 659—671.

Cossmann, M., 1916. Les coquilles d'Orgon. Paris. 8 Taf.

Dall, W. H., A monograph of the Molluscan Fauna of the Orthaulax Pugnax Zone of the Oligocene of Tampa, Florida. U. S. Nat. Mus. Bull. **90**. Smiths. Inst. Washington.

Marshall, P., 1917. The Tertiary Molluscan Fauna of Pakaurangi Point, Kaipara Harbour. Transact. New Zealand Inst. Wellington. **50**.

Martin, K., 1919. Unsere palaeozoologische Kenntnis von Java mit einleitenden Bemerkungen über die Geologie der Insel. Leiden. 4 Taf.

Newton, R. B., 1916. On a fossiliferous Limestone from the North Sea. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 7—22. Taf. II.

Suter, H., 1914 15. Revision of the Tertiary Mollusca of New Zealand, Based on Type material. I, II. New Zealand Geol. Surv. Palaeont. Bull. No. 3. Wellington.

Suter, H., 1915. Alphabetical hand-list of New Zealand Tertiary Mollusca. Sm. 4°. Wellington.

Suter, N., 1917. Descriptions of new Tertiary Mollusca occurring in New Zealand, accompanied by a few notes on necessary changes in nomenclature. Part I. New Zealand Geol. Surv. Wellington.

a) Lamellibranchiaten.

Böhm, **Joh.**, 1919. Mya Klinghardti nov. sp. aus der tertiären diamant führenden Strandterrasse bei Bogenfels in Südwestafrika. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 78.

Böhm, **Joh.**, 1919. Patella Wünschmanni nov. sp. und die Fauna des Ilsenburgmergels bei Wernigerode. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. B. Monatsber. S. 81—85. 2 Textf.

Böse, E., 1919. On a new Exogyra from the Del Rio Clay and some observations on the Evolution of Exogyra in the Texas Cretaceous. Bull. Univ. of Texas. No. 1902. 22 S. 5 Taf. 1 Textf.

Cossmann, M., 1915. Description de quelques Pélécypodes jurassiques de France. 6. article. Paris. 6 Taf.

Leuchs, K., 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss. S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.

Martin, K., 1917. Die altmiozäne Fauna des West-Progogebirges auf Java. B. Scaphopoda, Lamellibranchiata, Rhizopoda, Allgemeiner Teil. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 261—296. Mit Abb.

Paris, E. T. und **Richardson**, L., 1916. Some Inferior-Oolite Pectinidae. Quart. Journ, geol. soc. London. **71**. S. 521—534. Taf. 44 u. 45.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S, 2 Taf. 2 Textf.

Vidal, D. Ll. M., 1917. Geologia del Montsech. Junta de ciències naturales de Barcelona. An. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. VIII.

b) Gastropoden.

Cossmann, M., 1916. Revision des Gastropodes du Montien. I. part. Bruxelles.

Cossmann, M. und **Peyrot**, 1916. Conchologie néogénique de l'Aquitaine. Vol. III. Gastropodes. Paris. 4°. 17 Taf.

Longstaff-Donald) J., 1918. Supplementary notes on Aclisina De Koninck and Aclisoides Donald with descriptions of new species. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 59—83. Taf. 5 u. 6.

Martin, K., 1917. Die Gattung Vicarya d'Archiac. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 7. S. 297—298.

Martin, K., 1916. Die Altmiozäne Fauna des West-Progogebirges auf Java. A. Gastropoda. Samml. d. geol. Reichsmus. in Leiden. N. F. **2**. H. 6. S. 223—261. 3 Taf. m. Abb.

Morgan, J. de, 1917. Observations sur les Auriculidés du Falunien de la Touraine. Bull. soc. géol. de France. 68 Textf.

c) Cephalopoden.

Abel, O., 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena. Gustav Fischer.

Bellini, R., 1916. „Nautilus Subasii" nuova forma del lias superiore. Neapel.

Böse, E., 1917. The Permo-Carboniferous Ammonoids of the Glass Mountains, West Texas, and their stratigraphical significance. Appendix: On some new Ammonoids and the succession of the Ammonoid-Bearing-Horisons of the Permo-Carboniferous in Central-Texas. Bull. Univers. of Texas. No. 1762. 241 S. 11 Taf. 2 Textf. 2 Tab. im Text.

Buckman, S. S., 1918. Jurassic Chronologie. I. Lias. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 257—325. Taf. 26—31.

Buckman, S. S., 1919. Yorkshire type Ammonites. Vol. II—III. Pt. I. 12 Taf. London.

Crick, G. C., 1916. On Ammonitoceras Tovilense from the Lower Greensand (Aptien) of Kent. Proc. Malacol. Soc. London. **12**. S. 118—120. Taf. VI.

Crick, G. C., 1916. On a gigantic Cephalopod Mandible. Geol. Magazine London. Dec. VI. **3**. S. 260—264. 2 Textf.

Crick, G. C., 1916. On the carboniferous Goniatite Glyphioceras vesiculiferum. De Koninck sp. Proc. Malacol. Soc. London. **12**. I. S. 47—52. 1 Textf.

Crick, G. C., 1917. The type-specimen of Crioceratites bowerkankii, J. de C. Sowerby. Proc. Malacol. Soc. London. **12**. S. 138—139. Taf. VII.

Crick, G. C., 1917. Recent researches on the belemnite animal. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. IV—V.

Crick, G. C., 1919. Ammonites navicularis, Mantell. Proc. Malacol. Soc. London. **13**. S. 154—160. Taf. IV.

Diener, C., 1917. Über die Beziehungen zwischen den Belemnitidengattungen Aulacoceras Han., Asteroconites Tell und Dictyoconites Mojs. Sitzungsber. d. K. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I. **126**. S. 495. 1 Textf.

Douvillé, R., 1916. Les Cosmocératides, histoire d'une famille d'Ammonites C. R. Ac. Sc. Paris.

Hoyermann, Th., 1917. Über Dorsetensia Buckman und Ammonites Romani Opp. unter besonderer Berücksichtigung des Vorkommens bei Geerzen im Hilsgebiet. Tübingen. Inaug.-Diss. 64 S, 2 Textf.

Leuchs, K., 1919. Marines Oberkarbon im zentralen Tianschan. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Bayer. Akad. d. Wiss. S. 217—228. 1 Taf. 2 Textf.

Nowak, Jan., 1916. Zur Bedeutung von Scaphites für die Gliederung der Oberkreide. Verh. d. K. K. geol. R.-A. Nr. 3. S. 55—67.

Ravn, J. P. J., 1918. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. II. Turonet. Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række. Nr. 31. 39 S. 2 Taf. 2 Textf.

Salfeld, H., 1919. Über einige Aspidoceraten aus dem nordwestdeutschen, nordfranzösischen und englischen Oberoxford und Kimmeridge mit Bemerkungen über die Familie der Aspidoceratinae Zittel. 12. Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. Hannover. S. 21—31.

Salfeld, H., 1919. Aspidoceraten aus dem nordwestdeutschen, nordfranzösischen und englischen Oberoxford und Kimmeridge und über die Familie Aspidoceras Zitteli. Hannover.

Spath, L. F., 1914. On the development of Tragophylloceras loscombi (J. Sowerby). Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 336—361. Taf. 48—50. 3 Textf.

Stolley, E., 1919. Die Systematik der Belemniten. 11. Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. 1918. S. 1—59.

Swinnerton, H. H. und **Trueman, A. E.**, 1917. The morphology and development of the Ammonite Septum. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 26—56. Taf. 2—4. 17 Textf.

Taubenhaus, H., 1919. Die Ammoneen der Kreideformation Palästinas und Syriens. Inaug.-Diss. Breslau. 58 S. 5 Tab. S. a. Zeitschr. d. Deutschen Palästina-Vereins. **43**. 1920.

8. Würmer und Arthropoden.

Barbour, E. H., 1914. Carboniferous Eurypterids of Nebraska. Amer. Journ. of Sc. 4. Ser. **38**. S. 507—510. 2 Textf.

Bolton, H., 1914. On the Occurrence of a giant Dragon-Fly in the Radstock Coal Measures. Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 119—127. Taf. 18, 19.

Bolton, H., 1916. On some Insects from the British Coal Measures. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 43—61. Taf. 3 u. 4. 6 Textf.

Born, A., 1919. Zur Organisation der Trilobiten. 1. Das Kopfschild von Chasmops Odini Eichw. Senckenbergiana. **1**. S. 159—171. 6 Textf.

Clarke, J. M., 1918. Possible derivation of the Lepadid Barnacles from the Phyllopods. Proc. National Acad. Sciences. Albany. **4**. S. 384—386.

Don, A. W. R. und **Hickling, G.**, 1916. On Parka decipiens. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 648—665. Taf. 54—56.

Illing, V. Chs., 1916. The Paradoxidian-Fauna of a part of the Stockingford Shales. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 386—448, Taf. 28—38. 1 Texttab.

Meunier, Fern., 1918. Neue Beiträge über die fossilen Insekten aus der Braunkohle von Rott (Aquitanien) im Siebengebirge (Rheinpreußen). Jahrb. pr. geol. L.-A. **39** (1919). T. I. S. 141—153. Taf. 10 u. 11. 10 Textf.

Nicholas, Tr. Chs., 1916. Notes on the Trilobite Fauna of the Middle Cambrian of the St. Tudwal's Peninsula (Carnarvonshire). Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 451—471. Taf. 39.

Richter, Rud. und **E.**, 1919. Der Proetiden-Zweig Astycoryphe-Tropidocoryphi-Pteroparia. Senckenbergiana Frankfurt a. M. **1**. S. 1—17, 25—51. 18 Textf.

Ruedemann, R., 1916. On the presence of a median eye in Trilobites. Proc. National Acad. Sciences Albany. **2**. S. 234—237.

Ruedemann, R., 1918. The Phylogeny of the Acorn Barnacles. Proc. National Acad. Sciences Albany. **4**. S. 382—384. 1 Texttaf.

Shuler, E. W., 1915. A new Ordovician Eurypterid. Amer. Journ. of Sc. **4**. Ser. 39. S. 551—554. 6 Textf.

Smith, W. S., 1916. Stratigraphy of the Sky Komish Basin, Washington with report upon paleontology and paleophytology by Caroline A. Duror. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 559—582. 1 Fossiltextf.

Stainier, Xa., 1916. On a new Eurypterid from the Belgian Coal Measures. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 639—647. Taf. 53.

Tesch, P., 1916. Permische trilobieten van Atjeh. Tijdschr. v. h. Kon. Ned. Aardrijksk. Gen. S. 610—611.

Vidal, D. Bl. M., 1917. Geología del Montsech. Junta de ciències naturals de Barcelona. An. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. XI.

Vodges, A. W., 1895—1917. Palaeozoic Crustacea. San Diego. 4°.

Withers, Th. H., 1914. Some Cretaceous and Tertiary Cirripedes referred to Pollicipes. London. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 8. Ser. **14**. S. 167—206. 2 Taf.

9. Wirbeltiere.

De Angelis d'Ossat, G., 1919. Sulla geologia della provincia di Roma. XV. Vertebrati fossili nella lignite presso S. Cosimato (Valle dell'Aniene). Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S. 34—38.

Osborn, H. T., 1915 1916. Fossil Vertebrates in the American Museum of Natural History-Department of Vertebrate Palaeontology. Bd **4** (1915), Bd. **5** (1916).

v. Seidlitz, W., 1917. Über die vordiluviale Wirbeltierfauna Mittelthüringens. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **55**. N. F. **48**. 3 Textf.

Williston, W., 1916. The Osteology of some American Permian Vertebrates. II. Contribution fr. Walker Museum, Chicago. **1**. Nr. 9.

Williston, W., 1916. Synopsis of the American Permo-Carboniferous Tetrapoda. Contribution fr. Walker Museum, Chicago. **1**. Nr. 9.

Woodward, A. S., 1916. The use of the higher vertebrates in stratigraphical geology. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. LXV—LXXVI.

10. Fische.

Andersson, E., 1916. Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin. Bull. Geol. Inst. Upsala. **15**. S. 13—34. Taf. I—III.

Brahms, H., 1918. Die Fischfauna des Barrémien bei Hildesheim. Inaug.-Diss. Tübingen. Druck Leipzig. 92 S.

Branson, E. B., 1916. The Lower Embar of Wyoming and its Fauna. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 639—664. Taf. I—6. 6 Textf.

Hennig, Edw., 1918. Über Ptycholepis bollensis Ag. Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. in Württemberg. **74**. S. 173—182. 1 Textf. Taf. III.

Hussakof, L., 1916. Discovery of the Great Lake Trout, Cristivomer namaycush, in the Pleistocene of Wisconsin. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 685—689. 2 Textf.

Jaekel, O., 1919. Die Mundbildung der Placodermen. Berlin. 17. Fig.

Neumayer, L., 1919. Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal fossiler Fische. Abh. bayr. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Kl. **29**. 2. Abh. 28 S, 4 Taf.

Schlosser, M., 1917. Zeitliche und räumliche Verbreitung und Stammesgeschichte der fossilen Fische. Sitzungsber. Math.-phys. Kl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München. S. 131—150.

Stensiø, E. A. von, 1917. Notes on a Crossopterygian fish from the upper Devonian of Spitzbergen. Bull. Geol. Inst. Upsala. **16**. S. 115—124. Taf. IV—VI.

Stensiø, E. A. von, 1918. Notes on some fish remains collected at Hornsund by the Norwegian Spitzbergen Expedition in 1917. Norsk geologisk Tidsskrift. **5**. S. 75—78. 1 Textf,

Woodward, A. S., 1915. The use of fossil Fishes in Stratigraphical Geology. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. LXII—LXXV. 2 Textf.

Woodward, A. S., 1916. On a New Species of Edestus from the Upper Carboniferous of Yorkshire. With a geological appendix by John Pringle. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. 1—6. Taf. 1. 1 Textf.

11. Amphibien und Reptilien.

Arldt, Th., 1916. Die Ausbreitung der Lurche. Archiv f. Naturgesch. **82**. Abt. A. 6. Heft. S. 94—151.

Del Campana, D., 1919. Nova fossili di Chelonio nel Miocene superiore di Capudjlar presso Salonicco. Boll. soc. geol. Italiana. **38**. S 1—6. Taf. I.

Gilmore, C. W., 1917. Brachyceratops, a Ceratopsian Dinosaur from the Two Medicine Formation of Montana, with notes on associated fossiles Reptiles. U. S. geol. surv. Wash., Prof. Pap. 103.

Harrassowitz, H. L. F., 1919. Eocäne Schildkröten von Messel bei Darmstadt. Centralbl. f. Min. usw. S. 147—154.

Hernández Pacheco, 1917. Hallazgo de tortugas gigantescas en el mioceno de Alcalá de Henares. Bol. Soc. Esp. de Hist. Nat.

Lambe, L. M., 1917. The Cretaceous Theropodous Dinosaur Gorgosaurus. Canada Geol. Surv. Ottawa. Memoir 100.

Mook, Chs. C., 1918. The habitat of the Sauropod Dinosaurs. Journ. of Geology Chicago. **26**. S. 459—470.

Matthew, W. D., 1915. Dinosaurs, with special reference to the American Museum Collections. New York. 162 S. 1 Taf. 48 Textf.

Mehl, M. G., 1916. Caimanoidea Visheri, a new Crocodilian from the Oligocene of South Dakota. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 47—56 4 Textf.

Vidal, D. Ll. M., 1917. Geología del Montsech. Junta de ciències naturals de Barcelona. An. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. X.

Wepfer, E., 1919. Stegocephalenfunde bei Villingen. Mitt. d. Bad. Landesver. f. Naturk. u. Naturschutz. Freiburg i. Br. N. F. **1**. S. 56—57. Vorl. Mitt.

Williston, S. W., 1916. The skeleton of Trimerorhachis. Journ. of Geology Chicago. **24**. S. 291–297. 3 Textf.

Williston, S. W., 1917. Labidosaurus Cope, a Lower Permian Cotylosaur Reptile from Texas. Journ. of Geology Chicago. **25**. S. 309–321. 9 Textf.

Williston, S. W., 1917. The phylogeny and classification of Reptiles. Journ. of Geology Chicago. **25**. S. 411–421. 5 Textf.

Willruth, K., 1917. Die Fährten von Chirotherium. Dissertation Halle. 48 S. 4 Taf.

12. Vögel.

Andrews, C. W., 1916. Gigantornis Eaglesomei nov. gen. et sp. Geol. Mag. N. S. **3**. S. 333.

Andrews, C. W., 1917. A gigantic eocene bird. Geol. Mag. N. S. **4**. S. 469–471.

Arldt, Th., 1915. Die Ausbreitung der Vögel. Archiv. f. Naturgesch. **81**. Abt. A. 12. Heft. S. 13—135.

Bate, M. A., 1916. Fossile Wirbeltierreste aus der Har Dalam-Höhle in Malta. Geol. Mag. N. S. **3**. S. 332—333.

Fejérváry, G. J., 1917. Anoures fossiles des couches préglaciaires de Püspökfürdö en Hongrie. En considération spéciale du développement phylétique du sacrum chez les anoures. Inaug.-Diss. Földtani Közlöny Budapest. **47**. 37 S. Taf. 3.

Heilmann, G., 1912–1916. Vor nuvaerende Viden om Fuglenes Afstamning. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift. 398 S.

Heilmann, G., 1916. Fuglenes Afstamning. Kjöbenhavn. S. VIII + 398, 215 Textf. (z. T. auf Taf.).

Lambrecht, K., 1916. Geschichte und Bibliographie der Palaeornithologie. Aquila, Zeitschr. d. K. Ung. Ornithol. Centrale. Budapest. **23**. S. 215 bis 307, 483—507.

Lambrecht, K., 1917. „A mádarak ösei" (Die vorzeitlichen Vögel). Természettudományi Közlöny Budapest. **49**. S. 589—618. 20 Textf.

Matthew, W. D. und **Granger, W.**, 1917. A gigantic eocene bird. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **37**. S. 307—326. Taf. 13.

Oudemans, A. C., 1917. Leguatia gigantea Schleg. Ardea, Zeitschr. d. Niederl. Ornith. Vereinig. S. 37—55. Taf. 1. 3 Textf.

Oudemans, A. C., 1917. Naar aanleiding van de vondst van een Gevelsteen mit Dodo-beeld van 1561 te Vere. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. II. Sekt. **19**. Nr. 4. 140 S. 15 Taf.

Petroniewics, B., und **Woodward, A. S.**, 1917. On the development from the matrix of further parts of the skeleton of the Archaeopteryx preserved in the Geological Department of the British Museum (Nat. Hist.). Geol. Mag. N. S. **4**. S. 41.

Shufeldt, R. W., 1915. A critical study of the fossil bird Gallinuloides Wyomingensis Eastman. Journ. of Geology. Chicago. **23**. S. 619–634. 2 Textf.

Shufeldt, R. W., 1916. New extinct bird from South Carolina. Geol. Mag. N. S. **3**. S. 343—347. Taf. 15.

Studer, Th., 1916. Diluviale Vogelarten der Schweiz. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. **2**. S. 175—176.

Wetmore, Al., 1917. The relationships of the fossil bird Palaeochenoides Mioceanus. Journ. of Geology Chicago. **25**. S. 555—557. 1 Textf.

13. Säugetiere.

Abel, Oth., 1919. Das Entwicklungszentrum der Hominiden. Sitzungsber. d. Anthrop. Ges. Wien. 1918/19. S. 25—29.

Airaghi, C., 1918. Sui molari d'Elefanti delle alluvioni Lombarde. C. osserv. sulla filogenia e scompasa di alcuni Proboscidati. Pavia.

Antonius, O., 1919. Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **20**. S. 273—295.

Dawson, Chs. und **Woodward, A. S.**, 1915. On a bone implement from Piltdown (Sussex). Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 144—149. Taf. 14. 1 Textf.

Deperet, Ch., 1917. Monographie de la faune de Mammifères fossiles du Ludien inférieur de Cusel-les-Bains (Gard). C. R. Ac. Sc. Paris.

Dietrich, W. O., 1919. Vergleichende kraniologische Bemerkungen über Mastodon Pentelici G. & L. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. S. 45—61. 5 Textf.

Fritsch, G., 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 1—11. Taf. 1—3.

Van Giffen, A. E., 1917. Statistisch-biologische gegevens voor de palethnographie. Verh. v. h. XVI^de^ nederlandsch nat.- en geneesk. congres op 12, 13 en 14 April 1917. S. 256—257.

Gilmore, Charles W., 1919. A mounted skeleton of Dimetrodon gigas in the United States National Museum with notes on the skeletal anatomy. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **56**. S. 525—539. Taf. 70—73.

Hennig, Edw., 1919. Die Entstehung des Säugerzahns und die Paläontologie. Naturw. Wochenschrift N. F. **18**. S. 745—751.

Keller, C., 1919. Die Stammesgeschichte unserer Haustiere. 2. Aufl. Leipzig. 29 Fig.

Kormos, Th., 1915. Über krankhafte Veränderungen an fossilen Knochen. (Ungarisch mit deutsch. Res.) Allattani Közlemenyek Budapest. **14**. S. 244—262. 18 Textf. 1 Taf.

Leuthardt, F., 1916. Über fossile Huftierreste aus dem Diluvium der Umgebung von Basel. Tätigkeitsber. d. naturf. Ges. Baselland 1911—16. S. 151—169.

Merriam, J. C., 1916. Mammalian Remains from the Chanac Formation of the Tejon Hills, California and from a late Tertiary Formation at Ironside Oregon. Berkeley. 24 Textf.

Osborn, H. F., 1919. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, iconographic type revision. New York.

Peach, B. N. und **Horne, J.**, 1917. The Bone-Cave in the Valley of Allt nan Uamh (Burn of the Caves), near Inchnadamff, Assynt, Sutherlandshire. With Notes on the Bonesfound in the Cave, by E. T. Newton. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **37**. S. 327—349. 4 Taf. 6 Textf.

Repelin, J., 1916. Sur de nouvelles espèces de Rhinocérotides de l'oligocène de France. C. R. Ac. Sc. Paris.

Revilliod, P., 1917. Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. I. partie. Mém. soc. pal. suisse. **43**.

Revilliod, P., 1919. L'état actuel de nos connaissances sur les Chiroptères fossiles (Note préliminaire). C. R. des séances d. l. Soc. d. Phys. et d'Hist. Naturelle de Genève. **36**. S. 93—96.

Schlesinger, G., 1918. Die stratigraphische Bedeutung der europäischen Mastodonten. Mitt. d. geol. Ges. Wien. **11**. S. 129—166. Taf. 2—7.

Schréter, Z., 1917. Kurze geologische Mitteilungen. Földtani Közlöny Budapest. **47**. H. 1—3.

Soergel, W., 1919. Der Siebenschläfer aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **71**. S. 59—79. Taf. III. 1 Textf.

Studer, Th., und **Gerber, E.**, 1919. Tierreste aus einer Höhle von Keibhorn, Mitt. naturf. Ges. Bern a. d. Jahre 1918. S. 119—133. 5 Textf.

Woodward, A. S., 1914. On the Lower Jaw of an Anthropoid Ape (Dryopithecus) from the Upper Miocene of Lérida (Spain). Quart. Journ. geol. soc. London. **70**. S. 316—320. Taf. 44. 2 Textf.

14. Mensch.

Bartucz, L., 1916. Das in der Höhle Büaöspest gefundene neolithische Menschenskelett. Barlangkutatás Budapest. **4**. S. 167—185. 5 Textf.

Elliot, G. F. Scott, 1915. Prehistoric Man and his history. A sketch of the history of Mankind from the earliest times. London. 8°.

Elsner, F. W., 1917. Die Unterkiefer der spätdiluvialen Fundstätte „Hohlerfels" bei Nürnberg und ihre rassenmorphologische Bedeutung. Arch. f. Anthropol. N. F. **15**. Heft 5. Braunschweig. S. 313—336. 2 Taf. 27 Textf.

Fritsch, G., 1918. Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 1—11. Taf. 1—3.

Heilborn, Ad., 1918. Der Mensch der Urzeit. 4 Vorlesungen aus der Entwicklungsgeschichte des Menschengeschlechtes. 3. Aufl. Leipzig. 47 Fig.

Horst, M., 1918/19. Die natürlichen Grundstämme der Menschheit. Berlin. Zweite erw. Aufl. 58 S. 6 Taf.

Killermann, S., 1919. Urgeschichte des Menschen. Regensburg. 356 Abb.

Miller, G. S., 1915. The Jaw of the Pilldown Man. Smithson. Misc. Coll. **65**. No. 12. 31 S. 5 Taf.

Mötefindt, Hugo, 1914. Die Ergänzung der Weichteile an vorgeschichtlichen Schädeln. Mannus. **6**. S. 89—96. 3 Textf.

Müller, G. S., 1915. The Jaw of the Piltdown Man. Smithson. Miscell. Coll. **65**. No. 12. S. 1—31. 5 Taf.

Obermaier, H. El hombre fósil. Comisión de investigaciones paleontológicas y prehistóricas. No. 9. 397 S, 1 K. 18 Taf. 122 Textf.

Osborn, H. F., 1916. Men of the old stone age. Their environment, life and art. New York. 8°.

Pandler, Fr., 1917 18. Cro-Magnon-Studien. Eine geschichtliche und programmatische Skizze. Anthropos. **12/13**. H. 3/4. S. 641—694.

Schiefferdecker, P., 1919. Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. Biol. Centralbl. **39**. S. 421 bis 432.

Schuchardt, C., 1919. Alteuropa in seiner Kultur- und Stilentwicklung. Straßburg-Berlin. XII u. 350 S. 4°. 35 Taf. 101 Textf. Darin: Die Menschenrassen. S. 16 ff.

Schürer, Waldheim H. v., 1919. Vorgeschichtliche menschliche Funde aus Stillfried. Mitt. Anthrop. Ges. Wien. **48**. S. 247—630.

Schultze, M., 1916. Eine Schädelkülotte mit Trepanöffnung von Balzweiler, Kreis Hohensalza. Manaus. S. 241—244. 3 Textf.

Sellards, E. H., Chamberlin, R. T., Vaughan, Th. W., Hrdlička, A., Hay, O. P. und **Mac Curdy, G. G.**, 1917. Symposium on the age and relations of the fossil humain remains found at Vero, Florida. Journ. of Geology Chicago. **25**, S. 1—62. 8 Textf.

Smith, G. E., 1916. Fossil human skull found at Talgai, Darling Downs (Queensland) in 1914. Quart. Journ. geol. soc. London. **72**. S. V—VI.

Smith, G. E., 1917. Primitive Man. Proc. British Acad. London. **7**.

Verworn, M., Bonnet, R. und **Steinmann, G.**, 1919. Der diluviale Menschenfund von Obercassel bei Bonn. Wiesbaden, J. F. Bergmann. gr. 4°. 193 S. 28 Taf. 42 Textf.

Virchow, Hans, 1916. Über gerade Oberschenkelknochen. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 145, 146. 1 Abb. (Pithecanthropus).

Virchow, Hans, 1916. Zahnbogen und Alveolarbogen. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 277—295. Taf. III. 20 Textf. (Ehringsdorfer Unterkiefer.)

Werth, E., 1916. Die Auflösung des Eoanthropus Dawsoni. Zeitschr. f. Ethnologie. S. 261—264. 1 Abb.

Werth, Emil, 1919. Der tertiäre Mensch. Prähist. Zeitschr. **10**. S. 1—40. 16 Textf.

Woodward, A. S., 1917. Fourth note on the Piltdown Gravel, with evidence of a second skull of Eoanthropus Dawsoni. With an appendix by Prof. G. E. Smith. Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. 1—10. Taf. 1. 2 Textf.

15. Pflanzen.

Antevs, E., 1919. Die liassische Flora des Hörsandsteins. Kungl. svensk. Vetensk. Handlingar Stockholm. **59**. No. 8. 71 S, 6 Taf. 4 Textf.

Arber, E. A. N., 1917. The Earlier Mesozoic Flores of New Zealand. New Zealand Geol. Surv. Wellington, Paleontol. Bull. 6.

Berry, Edw. W., 1915. The age of the Cretaceous Flora of Souther New York and New England. Journ. of Geology Chicago. **23**. S. 608—618.

Berry, Edw. W., 1915. The fossil Plants from Vero, Florida. Journ. of Geology. **25**. S. 661—666.

Berry, E. W., 1917. The Lower Eocene Floras of Southeastern North-America. U. St. Geol. Surv. Prof. Pap. 91. Washington.

Blaauw, A. H., 1917. De Kiezelwieren als „Gidsfossielen" voor onze alluviale gronden (Kieselalgen). Verh. v. h. Geol. Mijnb. Gen. v. Nederland en Koloniën. Geol. ser. Dl. II. Stuk 5. S. 183—196.

Blink, H., 1907. De uitbreiding der venen over de arde en hun uitgestrektheid. Tijdschr. v. econom. geogr. Jaarg. **8**. S. 167—170.

Blink, H., 1917. Het veen en de veenindustrie in Nederland. Tijdschr. v. econom. geogr. Jaarg. **8**. S. 12—21, 41—53. 1 Karte.

Boden, K., 1919. Die pliocänen Ablagerungen im Gebiet des Oberlaufs der Vezouse in Lothringen. Sitzungsber. math.-phys. Kl. bayr. Akad. d. Wiss. S. 229—257. 1 Karte. 2 Textf.

Brockmann-Jerosch, H., 1919. Weitere Gesichtspunkte zur Beurteilung der Dryasflora. In „Heim-Festschrift". Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. Zürich. **64**.

Burlingame, L. L., 1915. The origin and the relationships of the Araucarians. Bot. Gaz. **60**. Chicago.

Chaney, R. W., 1918. The ecological significance of the Eagle Creek Flora of the Columbia River gorge. Journ. of Geology. **26**. S. 577—592. 4 Textf.

Ellis, D., 1918. Phycomycetous Fungi from the English Lower Coal Measures. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **38**. S. 130—145. 1 Taf. 8 Textf.

Garwood, Edm. J., 1919. On the Geology of the Old Radnor District, with special reference to an Algal Development in the Woolhope Limestone. (Darin Beschr. v. Solenopora gracilis, sp. nov.) Quart. Journ. geol. soc. London. **74**. 1918. S. 1—29. Taf. 1—7. 1 Textf.

Gothan, W. und **Zimmermann, E.**, 1919. Pflanzliche und tierische Fossilien der deutschen Braunkohlenlager. Halle.

Holden, R., 1917. On the anatomy of two palaeozoic stems of India. Ann. of Bot. **31**. London.

Holden, R., 1914. Contributions of the Anatomy of Mesozoic Conifers II. Bot. Gaz. **56**. Chicago.

Holden, R., 1915. Jurassic Wood from Scottland. New Phytologist. 14. Cambridge.

Jacobsohn, J., 1917. Über ein fossiles Holz aus dem Flysch der Wiener Umgebung. Österr. Bot. Zeitschr. 66. Wien.

Jeffrey, E. C. und **Scott, D. H.**, 1914. On fossil plants showing structure, from Kentucky. Transact. Roy. Soc. London. **205**.

Jongmanns, W. J., 1915. List of the species of Calamites with enumeration of the figures as for as they are doubtful or indeterminable or belong to other species. Meded. 's Rijks herbarium, Leiden. No. **24**. 41 S.

Kräusel, R., 1918. Einige Bemerkungen zur Bestimmung fossiler Koniferenhölzer. Österr. Bot. Zeitschr. **67**. Wien.

Kräusel, R., 1917. Zur Bestimmung fossiler Blattabdrücke. Naturw. Wochenschrift. N. F. **16**.

Kräusel, R., 1919. Die fossilen Koniferenhölzer (unter Ausschluß von Araucarioxylon Kraus). Palaeontographica. **62**. 5. und 6. Lfg. S. 185 bis 275.

Lee, W. T. und **Knowlton, F. H.**, 1917. Geology and Paleontology of the Raton Mesa and other regions in Colorado and New Mexico. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. No. 101. 450 S. 103 Taf. 16 Textf.

Leuthardt, F., 1916. Die Flora der Keuperablagerungen im Basler Jura. Tätigkeitsber. d. naturf. Ges. Baselland. 1911—16. S. 122—150.

Lozano, Enr. D., 1916. Descripcion de unas plantas liasicas de Huayacocotla, Ver. Algunas plantes de la flora liasica de Huauchinango, Pue. Bol. Inst. geol. de Mexico. No. **34**. 18 S. 9 Taf.

Marty, P., 1916. Magnolia fossile des Arkosas de Ravel (Puy-de-Dôme). Bull. soc. géol. de France. 18 Textf.

Matson, G. C. und **Berry, F. W.** The Pliocene Citronelle Formation of the Gulf Coastal Plain and its Flora. Washington. 4°. 42 S. 16 Taf. 3 Textf.

Nathorst, A. G., 1919. Ginkgo adiantoides (Unger) Heer im Tertiär Spitzbergens nebst einer kurzen Übersicht der übrigen fossilen Ginkgophyten desselben Landes. Geol. Fören. i Stockholm Förh. **41**. S. 234—248. 4 Textf.

Nathorst, A. G., 1919. Die erste Entdeckung der fossilen Dryasflora in der Schweiz. Geol. Fören. i. Stockholm Förh. **41**. S. 454—456.

Nathorst, A. G., 1919. Zwei kleine paläobotanische Notizen. Geol. Fören. i Stockholm Förh. **41**. S. 457—459.

Potonié, H., 1919. Lehrbuch der Palaeobotanik mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. 1. Teil. 2. Aufl. bearb. v. W. Gothan. Berlin. Gebrüder Borntraeger. Zahlr. Textabb.

Reid, Cl., 1916. The Planis of the Late Glacial Deposits of the Lea Valley. Quart. Journ. geol. soc. London. **71**. S. 155—161. Taf. 15.

Schierbeek, A., 1917. De studie der venen. Met een uitgebreide literatuurlijst. Tijdschr. v. h. kon. nederl. aardrijksk. gen. 2. Ser. Deel. **34**. S. 505—545. 2 Taf.

Schierbeek, A., 1917. Een en ander over drijftillen (Schwingmoore). Verh. v. h. XVIe nederl. nat.- en geneesk. congres. op. 12, 13 en 14 April 1917. S. 600—607.

Schlagintweit, O., 1919. Weichselia Mantelli im nordöstlichen Venezuela. Centralbl. f. Min. usw. S. 315—319.

Seward, A., 1898—1917. Fossil plants. Text book for students of botany and geology. Vol. I—III. Thallophyta-Cycadophyta. Cambridge.

Seward, A., 1919. Fossil plants. Text-book for students of botany and geology. Vol. IV. Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. Cambridge.

Sifton, H. B., 1915. On the occurrence and significance of „Bars of Sanio" in the Cycads. Bot. Gaz. **60**. Chicago.

Sinnott, Edm. W., 1916. A botanical criterion of the antiquity of the Angiosperms. Journ. of Geology. Chicago. **24**. S. 777—782.

Smith, W. S., 1916. Stratigraphy of the Sky Komish Basin Washington. With report upon paleontology and paleophytology by Caroline A. Duror. Journ. of Geology. Chicago. **24**. S. 559—582. 10 Fossiltextf.

Stopes, M. C., 1917. Recent researches on Mesozoic „Cycads" (Bennettitales). Quart. Journ. geol. soc. London. **73**. S. VI—VIII.

Stopes, M. C., 1915. The Cretaceous Flora II. Cat. Mesoz. Plants. Brit. Mus. London.

Stopes, M. C., 1916. An early type of Abietineae. Ann. of Bot. London. **30.**

Stopes, M. C., 1915. Catalogue of Mesozoic Plants in the department of geology. British Museums (Natural History), Part 2 Lower Greensand (Aptien) Plants of Britain.

Vidal, D. Ll. M., 1917. Geología del Montsech. Junta de ciencias naturals de Barcelona. Ann. II. 1. Part. S. 115—128. Taf. XII.

Weber, H. A., 1919. Über spät- und postglaziale lakustrine und fluviatile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas. Abh. naturw. Ver. Bremen. **24.** H. 1. S. 189—268. 2 Textf. 2 Übersichten. 1 Textfossiltaf. 2 Schlußtaf.

Wieland, G. R., 1914. La flora liasica de la Mixteca Alta. Bol. Inst. Geolog. de Mexico. **31.** 165 S. 50 Taf. 9 Textf.

Yasui, K., 1917. A fossil wood of Sequoia from the Tertiary of Japan. Ann. of Bot. **31.** London.

Zeiller, R., 1914. Travaux de biologie végétale. Sur quelques plantes wealdiennes recueilles au Pérou par M. le Capitaine Berthou. 8°. Nemours.

16. Problematica.

van Tuyl, Fr. M., 1916. A contribution to the Oolite problem. Journ. of Geology. Chicago. **24.** S. 792—797. 6 Textf.

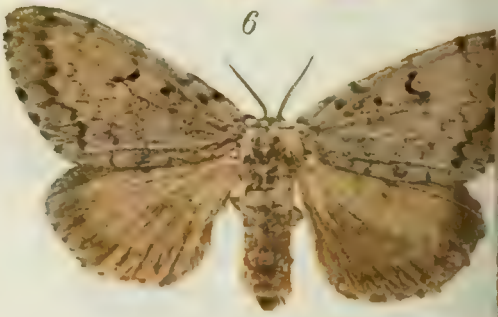
1

2

5

6

9



10

13

14

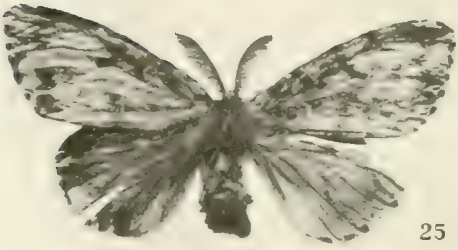
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

17

18

21

22


25

26

29

30

33

34

M. Aigner phot.

19

20

23

24

27

28

31

32

35

36

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

37

38

41

42

45

46

49

50

53

54

M. Aigner phot.

39

40

43

44

47

48

51

52

55

56

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

57

58

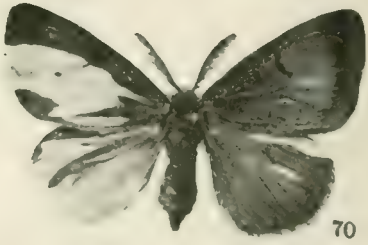
61

62

65

66

69


70

73

74

M. Aigner phot.

59

60

63

64

67

68

71

72

75

76

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

77

78

81

82

85

86

89

90

93

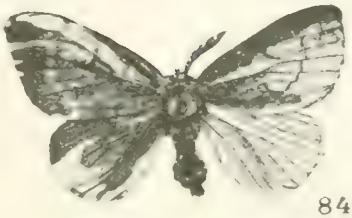
94

M. Aigner phot.

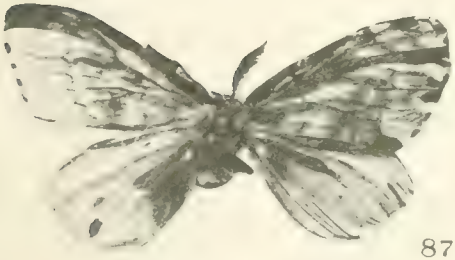
79

80

83

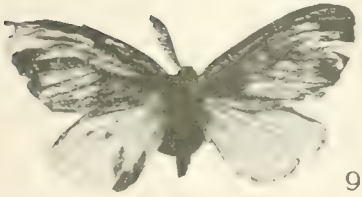


84



87

88



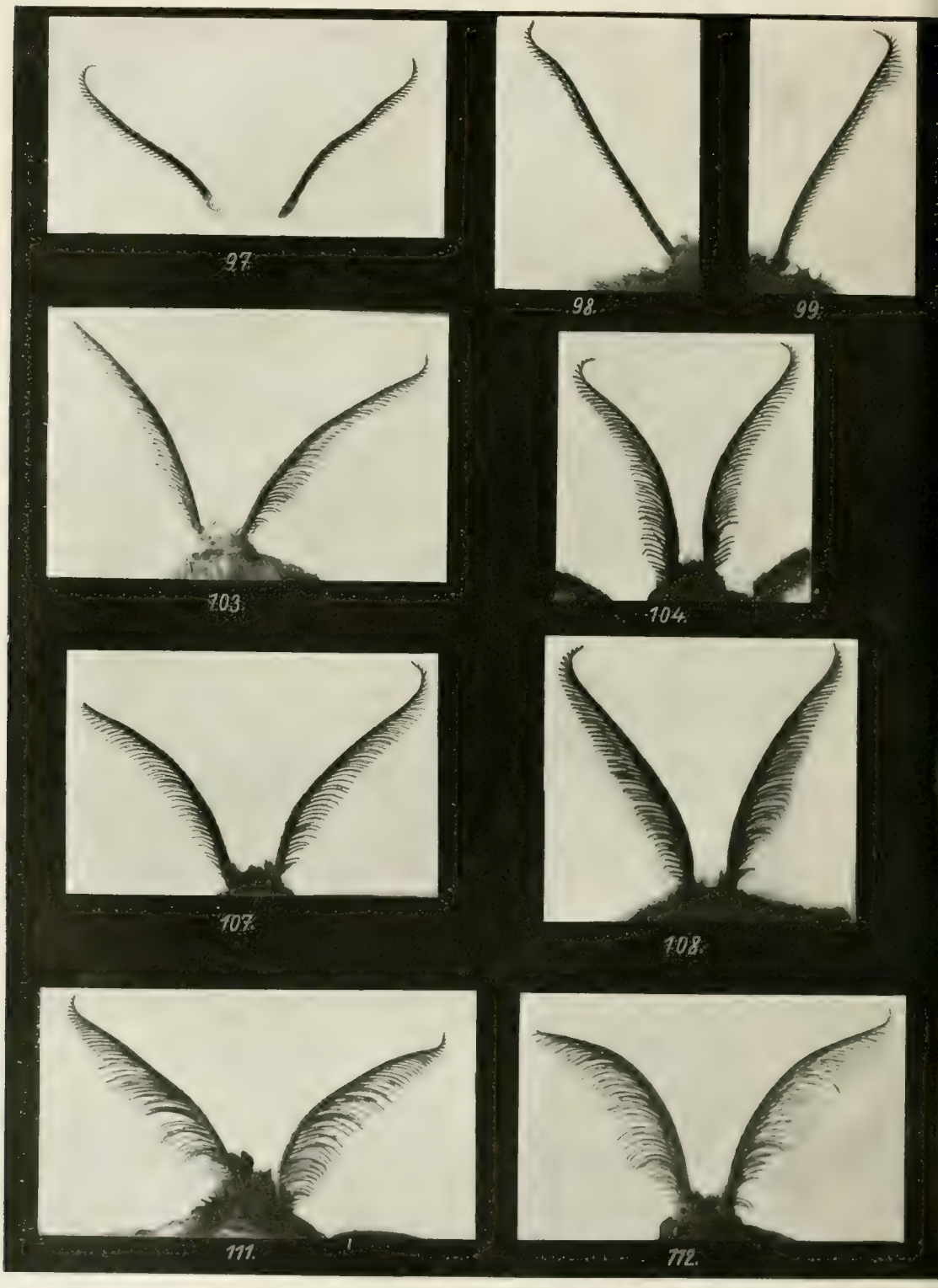
91

92

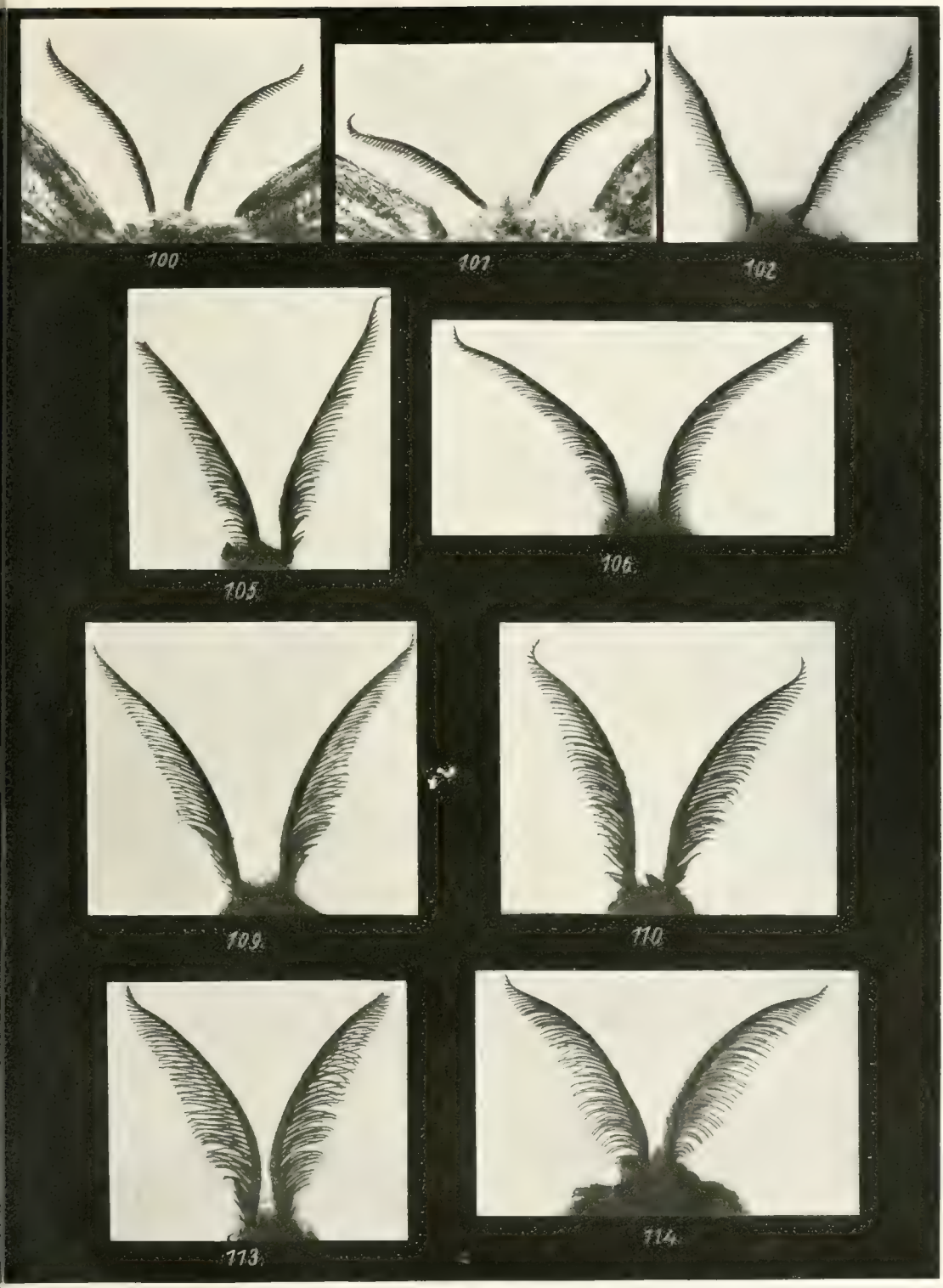
95

96

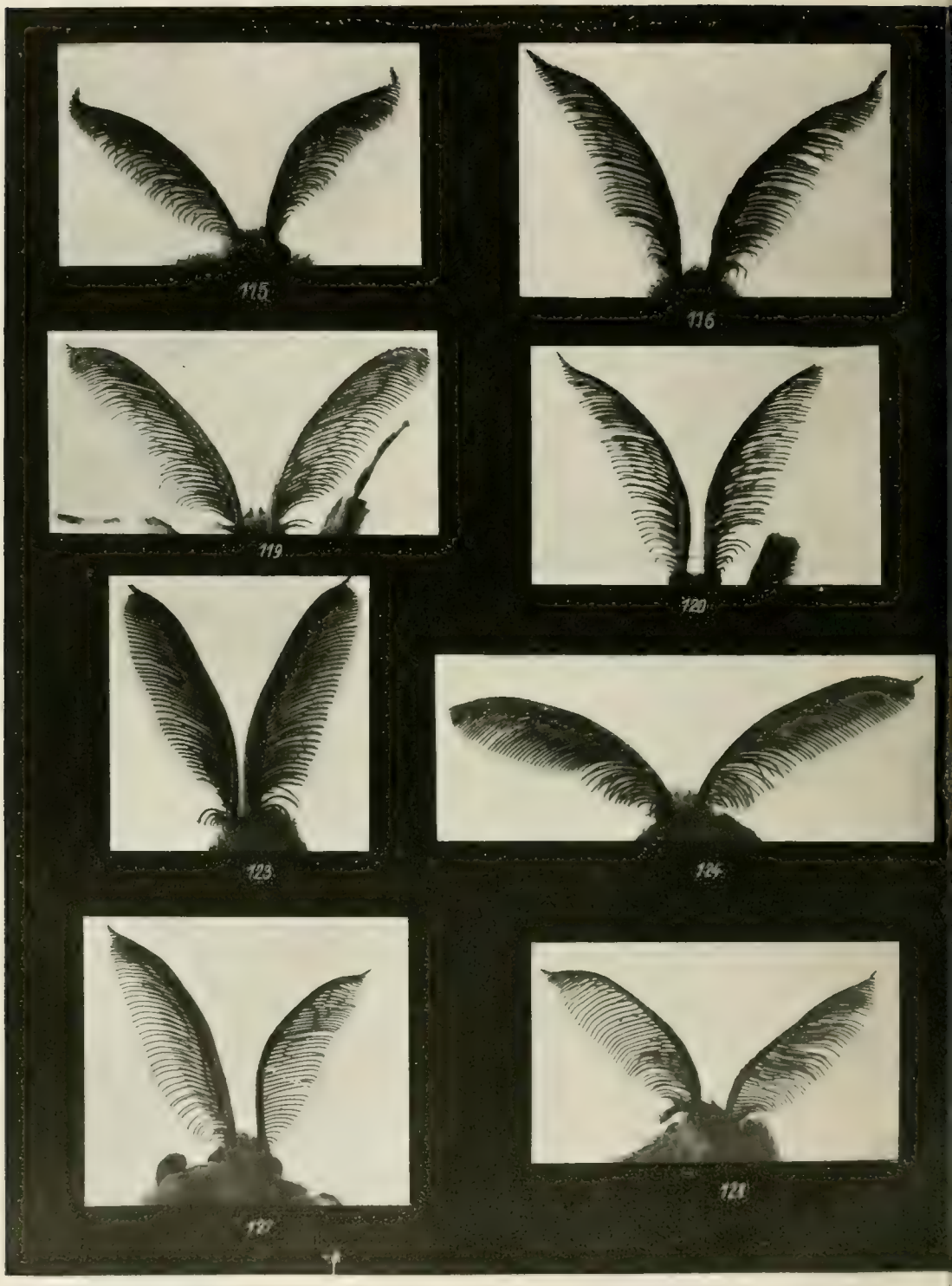
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



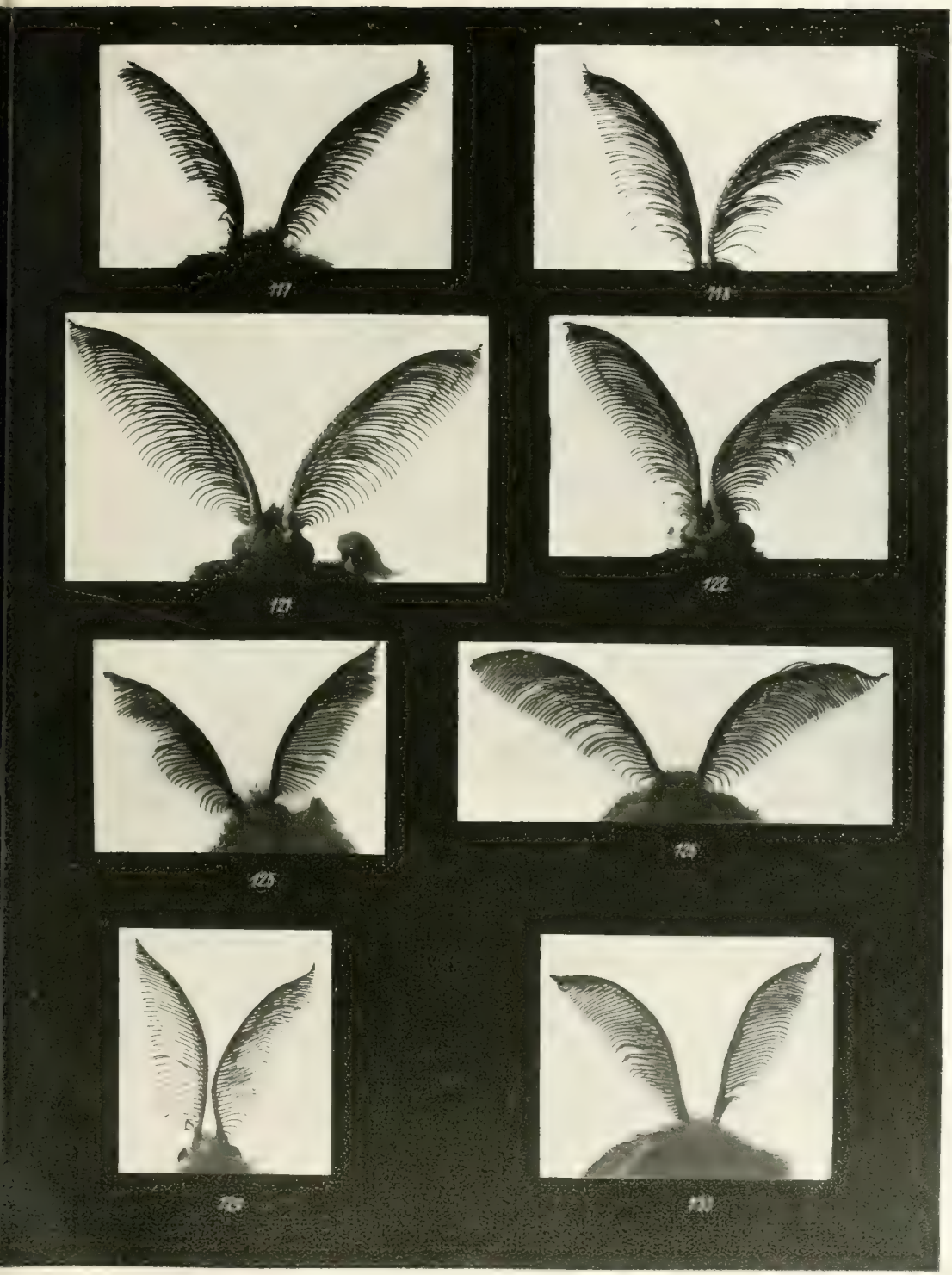
M. Aigner phot.



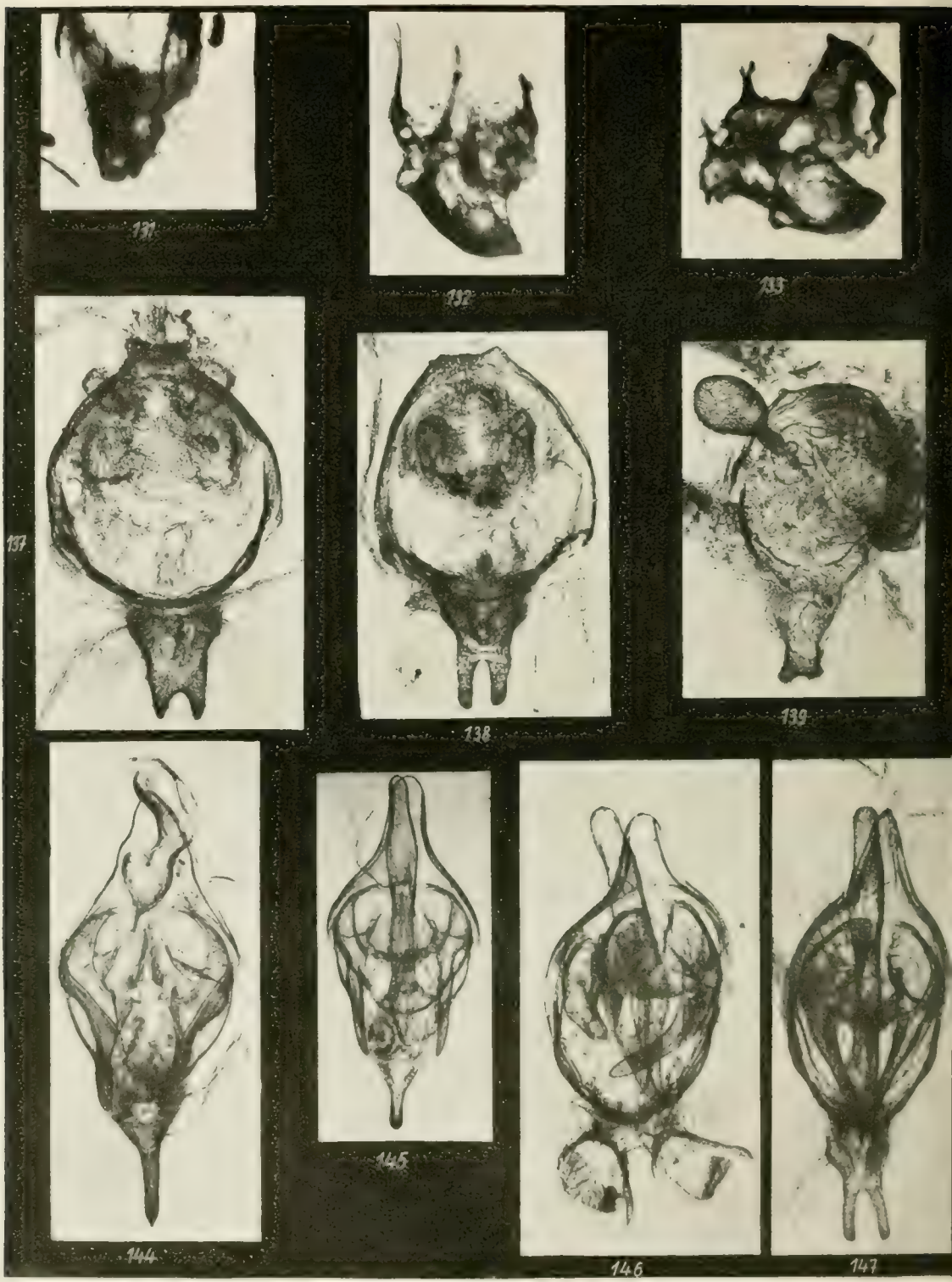
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



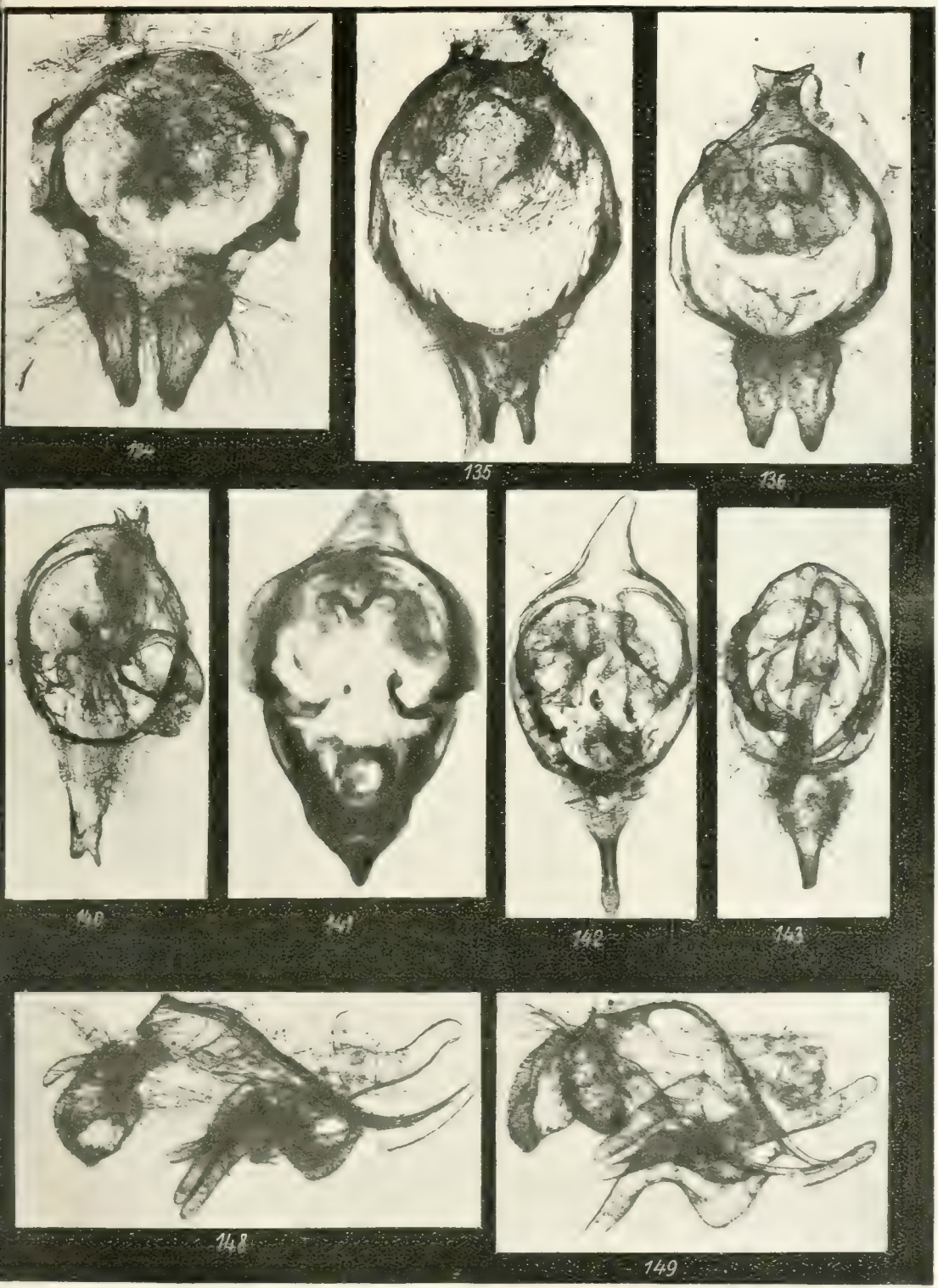
M. Aigner phot.



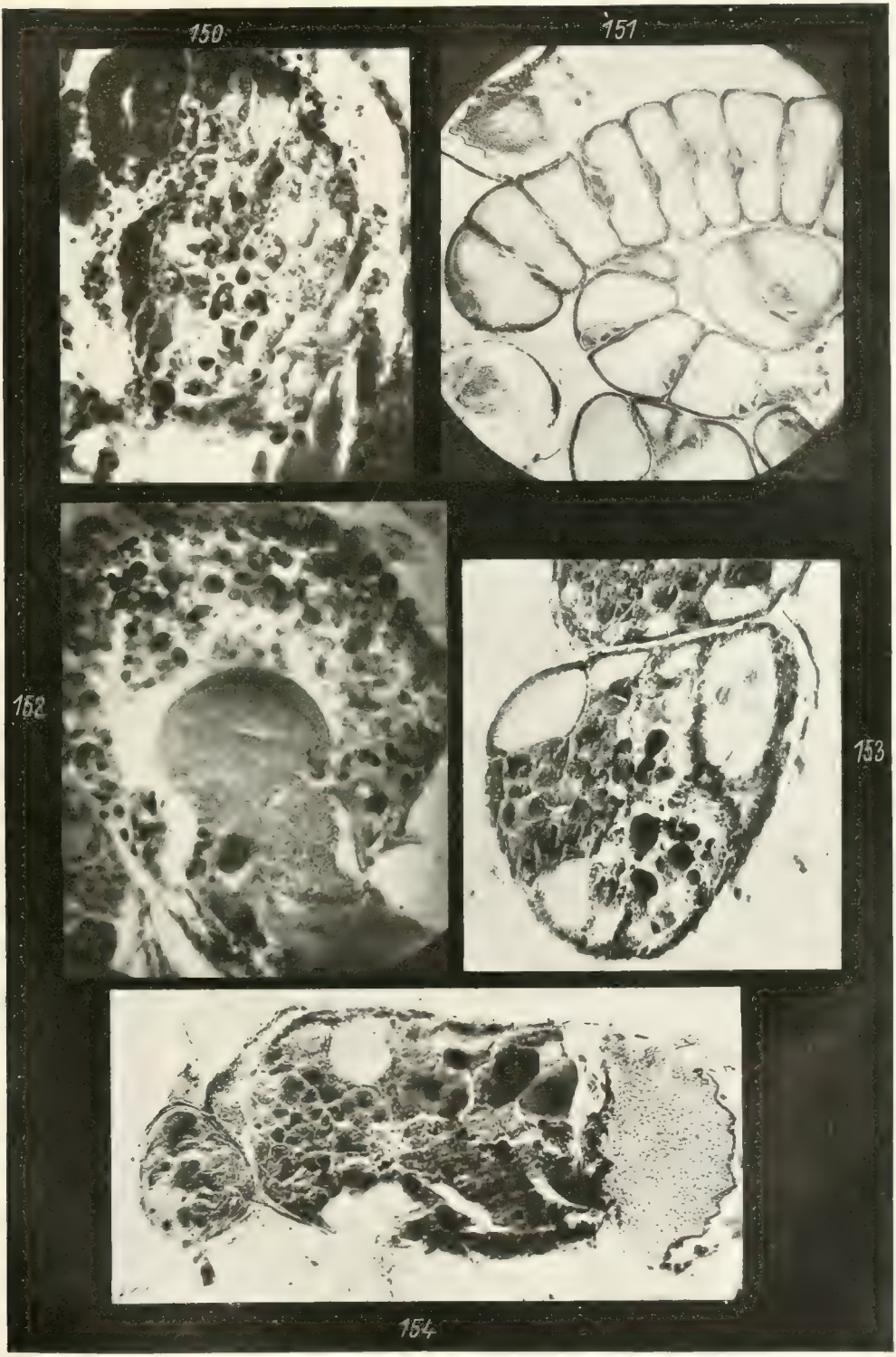
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



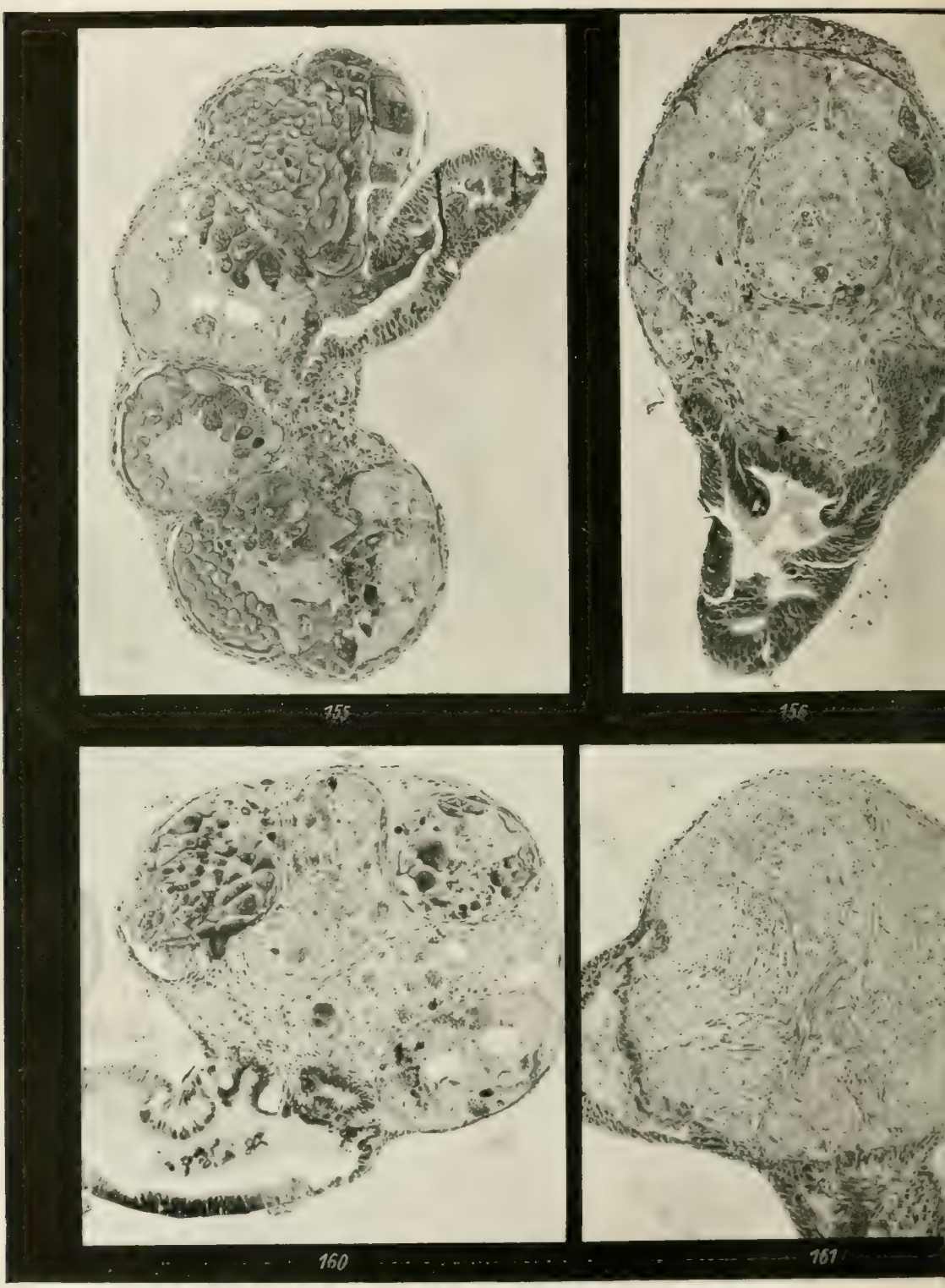
M. Aigner phot.



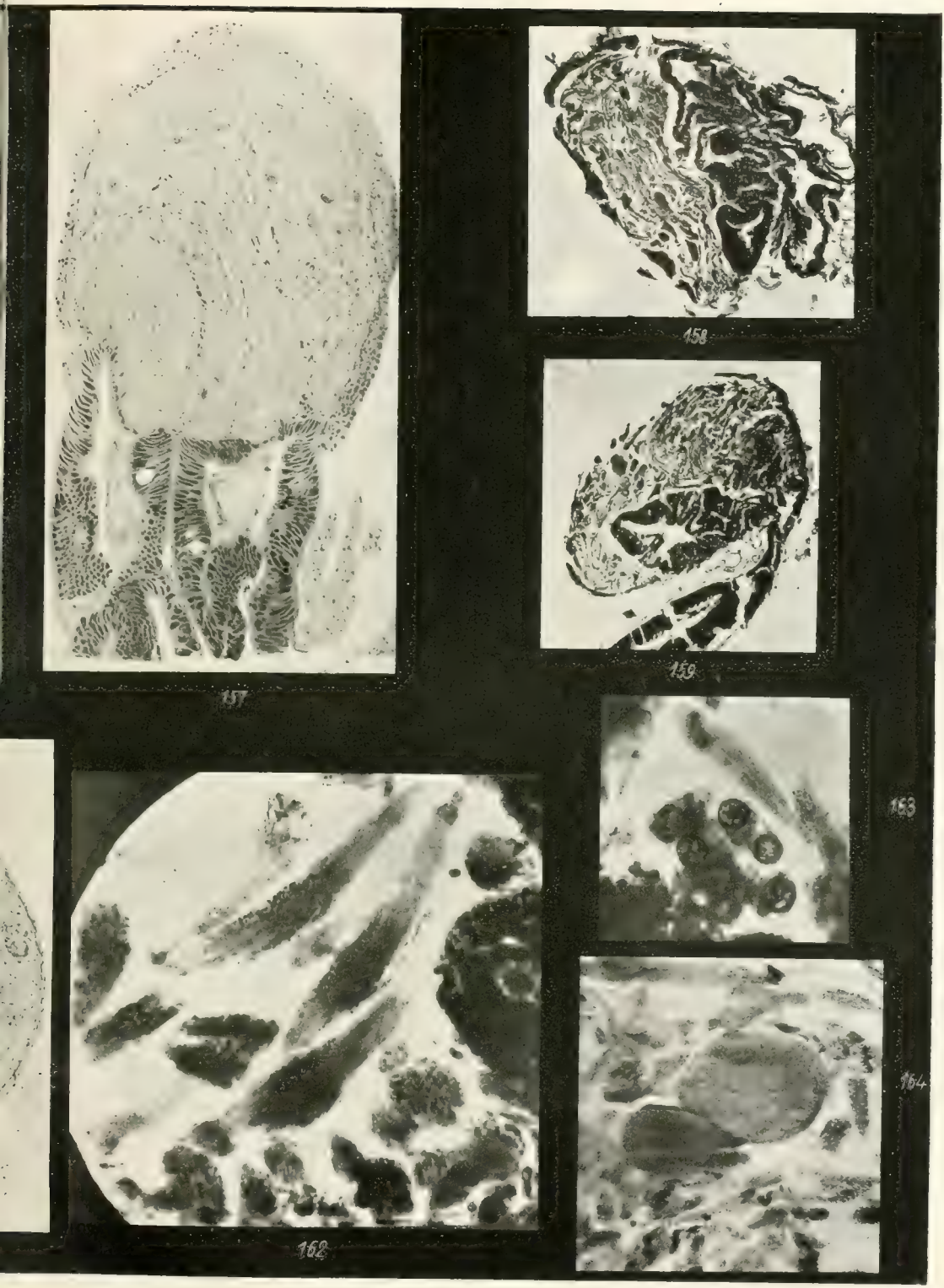
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



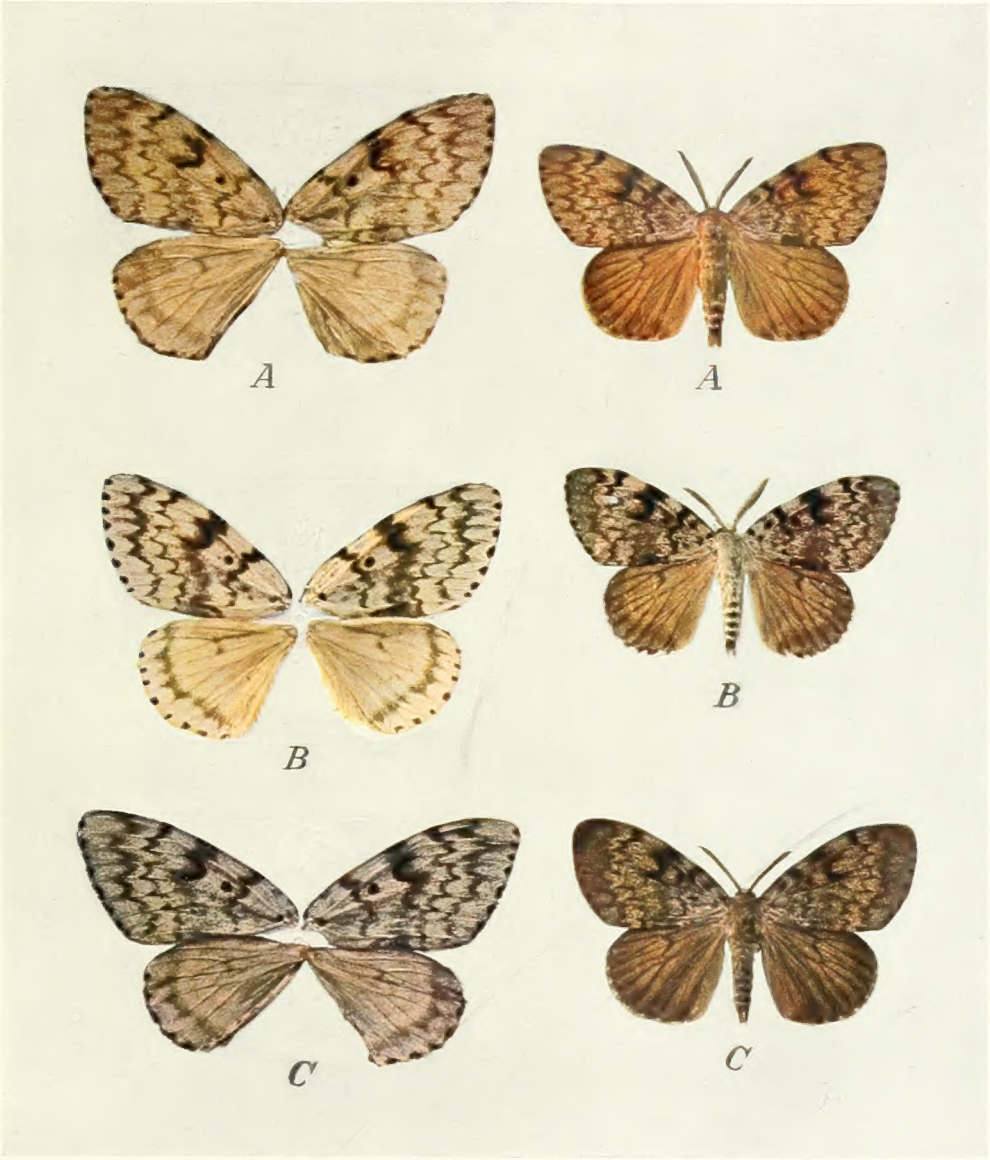
Goldschmidt und Aigner phot. Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



Goldschmidt, Stein und Aigner phot.



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

Goldschmidt: **Lymantria**

QH
431
A1M6
v. 23

Molecular & general genetics;
MGG

Biological
& Medical
Serials

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY